

Morphologische Untersuchungen
an Praetarsen von Diptera
und Mecoptera (Insecta)

von

Gerd Röder
aus Nürnberg

Dissertation 1984

Erlangen

1984 # 305

Morphologische Untersuchungen an Praetarsen

von Diptera und Mecoptera (Insecta) .

Den Naturwissenschaftlichen Fakultäten
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg

zur

Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt von

Gerd RÖDER

aus Nürnberg

Als Dissertation genehmigt von den
Naturwissenschaftlichen Fakultäten
der Universität Erlangen-Nürnberg

Tag der mündlichen Prüfung: 28.5.1984

Vorsitzender der Promotionskommission:

Professor Dr. K. JACOBS

Erstberichterstatter: Professor Dr. I. HASENFUSS

Zweitberichterstatter: Professor Dr. R. SIEWING

Inhaltsverzeichnis

	<u>Seite</u>
Inhaltsverzeichnis	3
1. Einleitung	9
2. Material und Methoden	15
2.1. Untersuchte Arten	15
2.2. Determination	15
2.3. Lebendbeobachtung	16
2.4. Lichtmikroskopie (LM)	16
2.5. Rasterelektronenmikroskopie (REM)	17
3. Allgemeine Hinweise zu den <u>Abbildungen</u> (und deren Beschreibung)	19
3.1. Allgemeines	19
3.2. <u>Abkürzungen</u> auf den Abbildungen	21
4. Bau und Funktionsweise der praetarsalen (und tarsalen) Teile von Diptera	23
4.1. Allgemeines	23
4.2. Der Tarsus (T)	25
4.2.1. Muskulatur und Beschaffenheit	25
4.2.2. Beborstung	27
4.2.3. Die ventrale Einbuchtung des Tarsenendgliedes	29
4.2.4. Der Krallenhöcker (KH)	30
4.3. Der Praetarsus	34
4.4. Die Krallensehne (S)	36
4.5. Die Membranen (Me)	39

	Seite
4.6. Die Streckplatte (U)	42
4.6.1. Definition	43
4.6.2. Membranöse Verbindung zum Tarsenendglied	43
4.6.3. Form	44
4.6.4. Oberfläche	46
4.7. Das Empodium (E)	48
4.7.1. Abgrenzung des Begriffes	49
4.7.2. Beschaffenheit	50
4.7.3. Funktionelle Bedeutung	53
4.7.3.1. Auflage-Funktion	54
4.7.3.2. Abhebe-Funktion	60
4.7.3.3. Sinnesfunktion	61
4.7.3.4. Trennfunktion	61
4.7.3.5. Haftfunktion	62
4.8. Der mittlere Haftlappen (Arolium und Mediolobus)	63
4.8.1. Begriffliche Abgrenzung	63
4.8.2. Membranöse Verbindung zur Streckplatte (Strecksohle)	64
4.9. Die Pulvillen (P)	66
4.9.1. Die Unterseite des Haftpulvillus	68
4.9.2. Die Oberseite des Haftpulvillus	70
4.9.2.1. Die Längsrippen (Rp)	70
4.9.2.2. Die Längsrillen (Ri) und die Theorie der oberflächlichen Lipidleitung	72
4.9.2.3. Andere Oberflächenstrukturen	74
4.9.3. Das Pulvillus-Sklerit (PS)	75
4.9.3.1. Definition und Beschaffenheit	75
4.9.3.2. Funktionelle Bedeutung (Bewegungsweise des Pulvillus)	77
4.9.4. Kontakt der Pulvillen zur Unterlage	81
4.9.4.1. Bewegung der Pulvillen	81
4.9.4.2. Glatte Unterlage	82
4.9.4.3. Rauhe Unterlage	83
4.9.4.4. Abhebevorgang	84

4.10. Die Basungualsklerite (BS)	85
4.10.1. Definition, Vorkommen und Beschaffenheit	85
4.10.2. Funktionelle Bedeutung	87
4.10.2.1. Stützfunktion	87
4.10.2.2. Schutz- und Auflage-Funktion	88
4.11. Die Krallen (K)	90
4.11.1. Bau und Stellung	90
4.11.2. Bewegungsweise	93
4.11.3. Membranöse Verbindung zu den Pulvillen	97
4.11.4. Membranöse Verbindung zur Streckplatte (bzw. zum Empodium)	97
4.11.5. Insertion am Krallenhöcker	99
4.11.6. Haftung auf der Unterlage	100
4.12. Erläuterungen zur S t e l l u n g von Tarsus und Praetarsus von Fliegen (Brachycera)	103
4.12.1. Eristalis tenax L. (Syrphidae)	103
4.12.2. Calliphora vicina ROBINEAU-DESVOIDY (Calliphoridae)	106
4.12.2.1. Extrem gestreckter Praetarsus	107
4.12.2.2. Praetarsus in Ruhestellung	108
4.12.2.3. Eingezogener Praetarsus	110
4.12.2.4. Krallenbewegung nach BAUCHHENS (1979)	111
4.13. <u>Zusammenfassende Betrachtung</u>	113
4.14. <u>Abbildungen 1-26</u> mit Beschreibungen	116
5. Beschreibung der Praetarsen der untersuchten Arten	148
5.1. Artenliste (Tab. 1)	148
5.2. Zahlen der Familien, Arten und Abbildungen	155
5.2.1. Zahl der Familien	155
5.2.2. Zahl der Arten	155
5.2.3. Zahl der Abbildungen (1-91)	156

5.3. Beschreibung der abgebildeten Praetarsen	157
Ordo <u>M e c o p t e r a</u> (= Schnabelfliegen) (Abb. 27)	158
Ordo <u>D i p t e r a</u> (= Zweiflügler) (Abb. 28-91)	168
Subordo <u>Nematocera</u> (= Mücken) (Abb. 28-50)	168
Infraordo Tipulomorpha (Abb. 28-32)	168
Infraordo Psychodomorpha (Abb. 33-35)	189
Infraordo Culicomorpha (Abb. 36-44)	196
Infraordo Bibionomorpha (Abb. 45-50)	208
Subordo <u>Brachycera</u> (= Fliegen) (Abb. 51-91)	221
Infraordo Homoeodactyla (Abb. 51-62)	221
Infraordo Asilomorpha (Abb. 63-73)	242
Infraordo Cyclorrhapha (Abb. 74-91)	263
5.4. <u>Die Praetarsus-Typen der Diptera</u> (Abb. 92)	301
6. Vergleichende Tabelle der Haftlappen	305
6.1. <u>Tab. 2: Übersicht über die Ausbildung der Haftlappen und anderer praetarsaler Teile</u>	305
6.2. Erläuterungen zu Tab. 2	311
6.2.1. Allgemeines	311
6.2.2. Abkürzungen der Literatur	311
6.2.3. Übrige spezielle Abkürzungen der Tab. 2	312
6.2.4. Spalte "Lit."	312
6.2.5. Spalte "REM + LM"	313
6.2.6. Spalte "Familie"	313
6.2.7. Spalte "HL-Formel"	313
6.2.8. Spalte "Variationen und Besonderheiten"	314
6.3. Aus Tab. 2 ersichtliche phylogenetische Aspekte	315
6.3.1. Vergleich mit dem Diptera-System von HENNIG (1973)	315
6.3.2. Primäre Grundtypen von Haftlappen-Konfigurationen	317
6.3.3. Variationen bei Haftlappen	318

7. Vergleichende Betrachtungen und phylogenetische Aspekte	320
7.1. Der Praetarsus	321
7.1.1. Beborstung	321
7.1.2. Evolution des Praetarsus der Insekten	321
7.1.3. Faktoren, welche die Ausbildung des Praetarsus bestimmen	326
7.1.3.1. Körpergewicht	326
7.1.3.2. Lebensweise	327
7.2. Die Krallen (K)	329
7.2.1. Variation der Krallen	329
7.2.2. Entstehung der Krallen	330
7.3. Die Streckplatte (U)	330
7.3.1. Bedeutung und Variation der Streckplatte	330
7.3.2. Vergleichende Tabelle der Struktur der Streckplatte	332
7.3.2.1. <u>Tab. 3:</u> Ausbildung der Streckplatte bei den untersuchten Arten	332
7.3.2.2. Erläuterungen zu Tab. 3	334
7.3.2.2.1. Allgemeines	334
7.3.2.2.2. Die basale Einbuchtung der Streck- platte	335
7.3.2.2.3. Die ventrale Oberflächenstruktur der Streckplatte	335
7.4. Die dorsalen Oberflächenstrukturen der Pulvillen	338
7.4.1. <u>Tab. 4:</u> Die dorsalen Oberflächenstrukturen der Pulvillen bei den untersuchten Arten	338
7.4.2. Erläuterungen zu Tab. 4	341
7.5. Vergleich der Empodien der heterocactylen Brachycera	344
7.5.1. <u>Tab. 5:</u> Ausbildung des Empodiums bei den untersuchten Brachycera-Arten	345

7.5.2. Erläuterungen zu Tab. 5	347
7.5.2.1. Abkürzungen	347
7.5.2.2. Länge des Empodiums	347
7.5.2.3. Breite des Empodiums	348
7.5.2.4. Trichome des Empodiums	349
7.6. Evolution der Haftlappen der Diptera	350
7.6.1. Primärer Grundtypus des Praetarsus der Diptera	350
7.6.2. Entwicklung eines Medilobus anstelle des Aroliums	351
7.6.2.1. Entwicklung des Medilobus an einem Praetarsus ohne Arolium	352
7.6.2.2. Entwicklung des Medilobus an einem Praetarsus mit Arolium	353
7.6.2.3. Diskussion der beiden möglichen Entwicklungen des Medilobus	354
7.6.3. Entwicklung von 2 Pulvillen aus den 2 Basungualskleriten	355
7.6.4. Reduktion des Medilobus und Entwicklung des Empodiums	357
7.6.5. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse der phylogenetischen Diskussion	358
7.7. Phylogenetische Wertung praetarsaler Teile als Orimente oder Rudimente	366
7.7.1. Das Arolium	366
7.7.2. Der Medilobus	366
7.7.3. Die Basungualsklerite, Pulvillus-Sklerite und Pulvillen	367
7.7.4. Das Empodium	370
7.8. Plesiomorphe und apomorphe Merkmalsausprägungen beim Praetarsus der Diptera	371
7.8.1. <u>Tab. 6: Übersicht über synapomorphe Merkmalsausprägungen beim Praetarsus</u>	371
7.8.2. Erläuterungen zu Tab. 6	373

8. Zusammenfassung	374
9. Verzeichnis der Abkürzungen im Text	382
10. Literaturverzeichnis	384
Dank	392
Lebenslauf	393

1. Einleitung

Merkmale der Praetarsen spielen in der Systematik der Diptera eine große Rolle. Die bisher vorliegenden Untersuchungen sind jedoch fast durchweg älteren Datums und lassen so viele Fragen offen, daß eine Nachuntersuchung angebracht erschien.

Das bringt auch HENNIG (1973: p. 198) zum Ausdruck:

" Von besonderer Bedeutung ist bei den Dipteren die fortschreitende Entwicklung des Praetarsus Seine Morphologie ..., die auch für die Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen einiger Teilgruppen der Dipteren wichtig zu sein scheint, bedarf dringend einer neuen und sorgfältig vergleichenden Untersuchung. "

Darin besteht die Aufgabenstellung bei der vorliegenden Arbeit.

Solche vergleichend-morphologischen Arbeiten werden in größerem Umfang allerdings erst durch das Rasterelektronenmikroskop (= REM) ermöglicht; denn damit können bei Arthropoden in der Regel mit geringem präparativem Aufwand die Oberflächenstrukturen vieler Objekte in kurzer Zeit exakt (und authentisch) abgebildet werden.

Das REM hat gegenüber dem Lichtmikroskop neben viel höherer Auflösung (Vergrößerung) vor allem den Vorteil bedeutend größerer Tiefenschärfe. Ohne REM müßte man daher von sämtlichen Objekten - wie DE MEIJERE (1901) - Strichzeichnungen anfertigen, was bei entsprechender Genauigkeit mit einem immensen Arbeitsaufwand verbunden wäre.

Dennoch konnte bei der Dokumentation von Praetarsen auf das Lichtmikroskop keineswegs verzichtet werden. Denn im lichtmikroskopischen Bild (s. z.B. Abb. 2, 3, 27d-k) sind nicht nur - wie beim REM-Foto - die Oberflächen der Objekte erkennbar, sondern auch darunter liegende Teile, soweit sie dunkel gefärbt sind. So kann man hier insbesondere die meist dunkelbraunen Sklerite von den hellen transparenten Membranen gut unterscheiden. Das ist zum besseren Verständnis der Morphologie des Praetarsus in vielen Fällen von entscheidender Bedeutung.

Obgleich Sklerite nicht immer dunkel sind - wie z.B. die hellgelben Krallen der Gattung Panorpa (s. Abb. 27d+e) - , kann man doch im allgemeinen davon ausgehen, daß die Kutikula umso stärker bzw. dicker sklerotisiert ist, je dunkler sie im lichtmikroskopischen Bild erscheint (vgl. Abb. 27 und p. 162).

Die Härte und Braunfärbung der Kutikula wird nicht vom reinen Chitin bedingt (denn dies ist eine farblose Substanz), sondern von seiner Imprägnierung mit einem unlöslichen, gegerbten Protein, dem Sklerotin, oder dessen Vorstufe, dem Prosklerotin. Dadurch erhält in erster Linie die sklerotisierte Kutikula ihre dunkle Farbe. Dazu werden hier aber auch noch häufig aus überschüssigem Tyrosin entstandenes Pigment (Melanin) eingelagert.

An besonders beanspruchten Stellen (z.B. im Saugrüssel oder in Sehnen) ermöglicht ein in gequollenem Zustand gummiartiges Protein, das Resilin, die große Elastizität.

(WEBER & WEIDNER 1974: p. 17, 18)

Über die Ursachen des Haftvermögens von Insekten an glatten Unterlagen wurde Ende des vergangenen Jahrhunderts ein heftiger wissenschaftlicher Streit geführt (vor allem DAHL, DEWITZ, SIMMERMACHER). Nachdem sich allgemein die Ansicht durchgesetzt hatte, daß es sich um einen Adhäsionsvorgang mit Hilfe polsterartiger Haftorgane handelt, wurde der Themenkreis kaum mehr weiter bearbeitet. Während in der älteren Literatur hauptsächlich der funktionelle Aspekt des Problems beleuchtet worden ist, wurde in neuerer Zeit bei verschiedenen Insektengruppen der Versuch gemacht, den Modus des Adhäsionsvorgangs im Zusammenhang mit der Feinstruktur der Haftorgane zu interpretieren (z.B. HENNING 1974, HASENFUSS 1977, BAUCHHENB 1979).

(BAUCHHENB 1979: p. 1).

Für die vielfältigen Oberflächenstrukturen der praetarsalen Teile läßt sich mit der Theorie der oberflächlichen Lipidleitung von HASENFUSS (1977) (s. 4.9.2.2.) eine natürliche Erklärung finden:

Grundsätzlich sind bei Insekten alle Epidermiszellen in der Lage, Lipide zu synthetisieren und abzuscheiden. So ist der Insektenkörper von einer hauchdünnen Lipidschicht umgeben, die der Kutikula aufgelagert ist und wohl als zusätzlicher Verdunstungsschutz fungiert. Diese Lipidschicht unterscheidet sich weder hinsichtlich ihrer Konsistenz noch ihrer Liquidität von der Adhäsionsflüssigkeit. Man kann somit postulieren, daß die Absonderung von Adhäsionsflüssigkeit kein lokales Phänomen darstellt, sondern lediglich eine Anpassung an den Lipidverlust an den Kontaktflächen ist: Einem erhöhten Lipidverbrauch steht eine erhöhte Lipidsekretion gegenüber. Der "Lipidtransport" wird durch geeignete Oberflächenstrukturen (Rillen, Falten etc.) dirigiert, wobei kapillare Kräfte wirksam sind. Das trifft für viele exponierte Körperregionen zu, die in erhöhtem Maße mit der Unterlage kontaktieren und dadurch Lipidverluste erleiden, vor allem auch für Borsten oder Dornen, die meist derartige Rillensysteme aufweisen.

(KARPELES 1982: p. 2).

Ein geschichtlicher Überblick über die vielen verschiedenen Auffassungen und Theorien in Bezug auf den Haftvorgang der Insekten findet sich unter anderem bei SIMMERMACHER (1884) und PFAU (1979).

Es gibt jedoch nur wenig L i t e r a t u r , die sich mit (vergleichender) Morphologie des Praetarsus von Insekten befaßt. Dazu gehören wohl hauptsächlich folgende Arbeiten (Themen s. Literaturverzeichnis) :

- | | |
|----------------------------|--|
| - DAHL (1884), (1885) | <u>Zulassungsarbeiten in Erlangen (REM):</u> |
| - SIMMERMACHER (1884) | - PFAU (1979): Hymenoptera |
| - OCKLER (1890) | - KARPELES (1982): Heteroptera |
| - <u>DE MEIJERE (1901)</u> | - KESTLER (1982): Heteroptera: |
| - HOLWAY (1935) | Miridae |
| | - ZIEGMANN (1983): Lepidoptera |

Die hier links aufgeführten Werke, bei denen die Praetarsen in Form von Strichzeichnungen abgebildet sind, beschränken sich nicht auf eine (oder wenige) Insektenordnung(en), sondern umfassen die ganze Gruppe der Arthropoden oder Insekten. Daher konnten dort von den einzelnen Ordnungen meistens nur wenige Vertreter behandelt werden, und es war nur eine "grobe Erfassung" der Morphologie der Praetarsen möglich.

Eine detaillierte Darstellung hingegen liefern die oben rechts stehenden - nicht publizierten - Examensarbeiten mit ihren zahlreichen REM-Aufnahmen von Praetarsen in verschiedenen Ansichten. Allerdings sind dort keine lichtmikroskopischen Fotos vorhanden, so daß nur die praetarsale Oberfläche dokumentiert ist, während etwa im Innern des Praetarsus gelegene Sklerite (z.B. Camera- und Plantasklerit) nicht zu unterscheiden sind (s. p. 10).

OCKLER (1890) gliederte seine Arbeit nach den einzelnen praetarsalen Teilen. Dieser Aufbau entspricht dem von Kap. 4 der vorliegenden Arbeit. Bei Kap. 5 hingegen erfolgte die Gliederung nach den systematischen Gruppen, ebenso wie bei DE MEIJERE (1901). Dies ist die bisher umfangreichste und wohl allgemein maßgebende Arbeit auf dem Gebiet der vergleichenden Morphologie des Praetarsus der Arthropoden, mit zahlreichen kleinen Skizzen von Praetarsen und sehr ausführlicher Bearbeitung der Diptera (75 Abb. !). Davon sind 37 Abbildungen in die vorliegende Arbeit aufgenommen worden (s. z.B. p. 198). Sie sollen zur Komplettierung beitragen und einen Vergleich der damaligen mit der heutigen Darstellungsmethode ermöglichen.

2. Material und Methoden

2.1. Untersuchte Arten

Die untersuchten Arten wurden zum großen Teil in Mittelfranken (Nordbayern) gefangen und meist in 70 % igem Alkohol konserviert, seltener genadelt und im Insektenkasten aufbewahrt. Teilweise wurden aber auch Arten anderer Sammlungen zur Untersuchung herangezogen.

Für die Überlassung von (z.T.) determinierten Diptera sei an dieser Stelle Dank gesagt Herrn F. RÖDER (Hersbruck), Dr. D. SCHLEE, Dr. B. HERTING (beide Ludwigsburg), Dr. I. HASENFUSS (Erlangen).

2.2. Determination

Die untersuchten Arten wurden hauptsächlich mit Hilfe folgender Literatur determiniert:

- ENDERLEIN (1936)
- LINDNER (1923-1979)

Weitere zur Bestimmung verwendete Werke sind im Literaturverzeichnis jeweils mit D bezeichnet.

Einige Arten (s. 5.2.2.) konnten nur bis zur Gattung bestimmt werden (z.B. "Forcipomyia spec.": Abb. 40).

Bei etwas unsicherer bzw. unsicherer Determination steht * bzw. ** hinter dem betreffenden Art- oder Gattungsnamen (s. 9.; vgl. Tab. 1).

2.3. Lebendbeobachtung (vgl. 4.12.)

Zur Beobachtung von Praetarsen in vivo wurden lebende Diptera meistens in kleine, viereckige, durchsichtige Plastikschachteln gebracht, deren Innenwände hart (nicht biegsam) und glatt sind. Durch Bekleben einer dieser Wände mit Papier konnte zum Vergleich auch eine entsprechend rauhe Fläche geboten werden. Auf diese Weise konnten die Praetarsen in den verschiedensten Stellungen (insbesondere auf glatter Unterlage; s. Abb. 7f) mit dem Stereomikroskop betrachtet werden, sofern die Diptera nicht zu schnell oder zu viel umherliefen.

2.4. Lichtmikroskopie (LM)

Zur Herstellung lichtmikroskopischer Präparate wurden die Tarsen von meist in 70 % igem Alkohol konservierten Insekten abgeschnitten und ggf. nach entsprechender Präparation (z.B. Isolierung praetarsaler Teile mit feinen Pinzetten und Präpariernadeln) einfach in G l y c e r i n auf Objektträger gelegt.

Nachdem die Praetarsen jeweils in die richtige Lage gebracht waren, wurde der Glycerintropfen mit einem Deckglas belegt. Dieses konnte - falls nötig - verschoben, gedrückt (gequetscht) oder wieder abgenommen werden, so daß die Lage der Praetarsen entsprechend verändert werden konnte. Außerdem war eine nachträgliche (zusätzliche) Präparation der Praetarsen möglich.

Solche Glycerin-Präparate müssen waagrecht und möglichst staubfrei aufbewahrt werden.

Die z.T. farbigen LM-Aufnahmen der ungefärbten Präparate wurden mit einem LEITZ-Fotomikroskop (Typ Orthoplan) am I. Zoolog. Institut in Erlangen angefertigt. Dabei wurde in aller Regel mit *D u r c h l i c h t* fotografiert. Auflicht kam nur bei ganz wenigen Fotos zur Anwendung und ist dann extra angegeben.

2.5. Rasterelektronenmikroskopie (REM)

Hierzu wurden meist alkohol-konservierte Insekten verwendet. Z.T. wurden jedoch auch Tarsen von *g e n a d e l - t e n* (trocken präparierten) Sammlungsexemplaren abgeschnitten und ohne Präparation auf mit beidseitig klebendem Klebstreifen versehene REM-Probenhalter (= Stubs; aus Aluminium) gelegt.

Dort konnten die Praetarsen entsprechend orientiert, mit feinen Nadeln (Insektennadeln oder Minutien) präpariert (z.B. Entfernung von Borsten, Isolierung praetarsaler Teile) und gesäubert werden. Nicht entfernte Schmutzpartikel konnten später durch Retuschieren der Fotos beseitigt werden.

Um geeignete (aussagekräftige) Fotos zu erhalten, kommt es in erster Linie auf die genaue *P r ä p a r a t i o n* der einzelnen Praetarsen an. Diese erfolgt zweckmäßigerweise im trockenen Zustand auf dem Klebstreifen, da dort die Tarsen festkleben und somit leicht festgehalten werden können. Außerdem sind trockene, spröde Teile gut abzupräparieren.

Ferner ist auf ausreichenden Kontakt des Tarsus mit dem Stub zu achten, um später im REM elektrische Aufladungen zu vermeiden. So empfiehlt es sich z.B., lange hochstehende Borsten zu entfernen.

Die Tarsen von in 70 % igem A l k o h o l aufbewahrten Insekten wurden in der Äthanolreihe entwässert und luftgetrocknet. Nur wenige Präparate wurden (zusätzlich) mit Osmiumtetroxid fixiert. Die anschließende Montage und Präparation auf den Stubs erfolgte in gleicher Weise wie bei den Tarsen genadelter Insekten (s.o.).

Zur Säuberung wurden die Tarsen oft vor der Entwässerung unter scharfem Wasserstrahl abgespült.

Eine andere Methode der Reinigung (HASENFUSS: Mündl. Mitt. 1982), die hier allerdings nur selten angewandt wurde, besteht darin, die Insekten in Wasser mit 1 Tropfen Detergenz (Spülmittel) abzutöten. Durch dessen lipidlösliche Eigenschaften werden Pollen und andere Schmutzteilchen von den Praetarsen teilweise abgelöst.

Die fertigen REM-Präparate (Stubs) wurden in einer Kathodenzerstäubungsanlage (Technics, Hummer IR) mit einer leitfähigen Goldschicht überzogen (meist ca. 6 Minuten).

Auswertung und Fotografie der Präparate erfolgte mit einem ETEC-Autoscan am I. Zoolog. Institut in Erlangen.

Selbstverständlich konnte von den einzelnen Präparaten jeweils nur ein kleiner Teil der angefertigten REM-Aufnahmen in der vorliegenden Arbeit dokumentiert werden.

Für Hinweise zur REM-Bedienung und -Präparation sei hier Herrn A. SCHREHARDT und insbesondere Herrn Dr. W. HEIMLER (beide Erlangen) Dank ausgesprochen.

3. Allgemeine Hinweise zu den Abbildungen

(und deren Beschreibung)

3.1. Allgemeines

Um einen Größenvergleich zu erleichtern, ist bei den untersuchten Arten in der Regel deren ungefähre Körperlänge in mm hinter dem Artnamen angegeben. Maßgebend für die Größe der Haftlappen ist allerdings das Gewicht des Insekts (s. 7.1.3.1.). So läßt sich etwa die Körperlänge von langen, aber sehr schlanken und zarten Mücken schlecht mit der Länge gedrungener Fliegen vergleichen.

Bei den untersuchten Praetarsen wurde meist angegeben, ob sie vom 1., 2. oder 3. Beinpaar stammen:

p1 = pes 1 (= 1. Beinpaar = Vorderbein)
 p2 = pes 2 (= Mittelbein)
 p3 = pes 3 (= Hinterbein)

Präparative Eingriffe an den Praetarsen sind stets angegeben, auch wenn es sich nur um die Entfernung von langen Borsten handelt.

Bei den nicht mit Zahlen bezeichneten Maßstrichen entspricht die Länge des Maßstriches in natura jeweils einer Strecke von

$$\underline{100 \mu\text{m} = 0,1 \text{ mm} .}$$

Bei anderen Größenordnungen (10 μm) ist nur die Zahl angegeben, die Einheit ist stets μm .

Auf den Abbildungen sind die Praetarsen nach Möglichkeit so orientiert, daß ihre Basis links und ihre Dorsalseite (DS) ggf. oben im Bild liegt.

Bei der Nummerierung der Abbildungen wurde bei der jeweils nächsten Art eine neue Ziffer verwendet, mit Ausnahme der von D E M E I J E R E (1901) übernommenen Strichzeichnungen, die stets mit M gekennzeichnet sind; die darauf folgende Zahl ist die von diesem Autor verwendete Abbildungsnummer. Die Hälfte aller Diptera-Abbildungen von DE MEIJERE ist aufgenommen (37 von 75).

Bei aus der Literatur entnommenen Abbildungen (= fotokopierte Skizzen) ist die ursprüngliche Beschriftung in aller Regel eliminiert und durch eigene Bezeichnungen ersetzt.

Veraltete Art- bzw. Gattungsnamen (der Literatur) wurden z.T. durch neue ersetzt. Die alten Synonyme sind in der Artenliste (5.1.) hinter den neuen Namen in Klammer angegeben.

Der Einfachheit halber wird bei den Überschriften in den Abbildungsbeschreibungen auch dann nur von "Praetarsus" gesprochen, wenn zusätzlich Teile des Tarsenendgliedes auf dem Bild sind.

3.2. A b k ü r z u n g e n auf den Abbildungen

Besonders häufig vorkommende Abkürzungen sind unterstrichen.

Nur ganz vereinzelt auftretende Abkürzungen sind nicht mit aufgenommen, sondern nur in den entsprechenden Abbildungsbeschreibungen erklärt.

Neue, d.h. bisher noch nicht aus der Literatur bekannte Bezeichnungen sind mit 1) gekennzeichnet.

Ar Arolium

AS Außenseite

AT ventraler Ausschnitt des Tarsenendgliedes: 1)

B Borste(n)

BS Basungualsklerit 1)

CL sklerotisierte Kutikularleiste(n) = Skleritleiste(n)

Cm Camerasklerit 1) (= Camera)
 (= bogenförmiges Sklerit an der Basis des Aroliums)

DS Dorsalseite

E Empodium

IS Innenseite

K Kralle

KH Krallenhöcker (= Unguifer)

M32, M68 etc.: Abb. 32, 68 etc. von DE MEIJERE (1901)

Me Membran (= membranöse Kutikula)

Me1 Membran zwischen Pulvillus-Sklerit und Krallenbasis

Me2 Membran zwischen Streckplatte und Pulvillus-Sklerit

Me3 Membran zwischen Streckplatte bzw. Empodium und
 Krallenbasis

ML Mediolobus 1) (= mittlerer Haftlappen mit ventralem
 Trichombesatz)

P Pulvillus (= seitlicher Haftlappen)

Pl Plantasklerit 1) (= Planta)
 (= Quersklerit zwischen Streckplatte und Arolium)

PS Pulvillus-Sklerit 1)

Ri Rillen

Rp Rippen

S Sehne (= Krallensehne)

T Tarsenendglied (oder Teile davon)

T3, T4, T5 Tarsenglied 3, 4, 5

Tr Trichom(e)

U Streckplatte (= Unguitractor-Platte)

VL Versteifungsleiste(n)

VS Ventralseite

4. Bau und Funktionsweise der praetarsalen (und tarsalen)

Teile von Diptera

vgl. Abb. 1-26, 92 und Definitionen wichtiger Begriffe bei HOLWAY (1935), KÉLER (1955) und SEIFERT (1975) .

4.1. Allgemeines

Die Ausführungen von Kap. 4 basieren zum größten Teil auf eigenen lichtmikroskopischen Präparationen und Beobachtungen von Praetarsen verschiedener Diptera, während REM-Untersuchungen hier eine geringere Rolle spielen. In der meist alten Fachliteratur (um 1900) konnten verschiedentlich sowohl Widersprüchlichkeiten als auch $\pm$ große Übereinstimmungen dazu gefunden werden. Darauf konnte nicht in allen Fällen Bezug genommen werden.

Für hypothetische Erklärungen von Funktionsweisen praetarsaler Teile und Strukturen gilt allgemein, daß vielfach zusätzliche Untersuchungen und Beobachtungen am frisch getöteten oder lebenden Objekt notwendig wären, um diese z.T. nur theoretischen Überlegungen zu bestätigen oder abzuschließen. Solche Untersuchungen konnten wegen der Fülle des Materials oder aus anderen Gründen in vielen Fällen nicht durchgeführt werden.

Soweit nicht anders angegeben, beziehen sich die Ausführungen im wesentlichen auf einen normalen Praetarsus einer Fliege (Brachycera) mit 2 Krallen, 2 Pulvillen und 1 Empodium - also den häufigsten Fall (s. z.B. Abb. 4) - , beobachtet vor allem bei *Eristalis tenax* L. (Syrphidae) und *Calliphora vicina* R.-D. (Calliphoridae). Daher gilt nicht unbedingt alles in gleicher Weise für andersartig ausgebildete Praetarsen. Besonders bei den Fällen mit einem unpaaren Arolium (s. Abb. 92a) können gewisse Abweichungen in Bau, Lage und Funktionsweise der praetarsalen Teile erwartet werden. Bei Praetarsen mit 3 Haftlappen (s. Abb. 92c) hingegen dürften - vom mittleren Haftlappen abgesehen - kaum prinzipielle Unterschiede auftreten.

Soweit bekannt, sind für wichtige Begriffe gleichbedeutende Termini und englische Bezeichnungen angegeben. Die Termini sind unterstrichen, wenn sie mit den gebräuchlichen englischen Namen identisch sind.

In Anführungszeichen gesetzte Bezeichnungen sind veraltet oder nicht (mehr) gebräuchlich.

Zu den Termini ist meistens ihre Herkunft bzw. ihre Verwendung in der Literatur angegeben, außer bei einigen allgemein üblichen Bezeichnungen.

4.2. Der Tarsus (T)

s. Abb. 3b, 28c+d, 29a+c, 39b, 44 .

= Fuß ; englisch: = tarsus .

4.2.1. Muskulatur und Beschaffenheit

Im Tarsus der Insekten sind nur am proximalen Ende des 1. Gliedes inserierende Muskeln anzutreffen, weil seine Untergliederung eine tertiäre ist und er als Ganzes bewegt wird. Das Anlegen (bzw. Andrücken) des Tarsus an die Unterlage wird erreicht durch Kontraktion des Tarsus-Beugermuskels (Musculus depressor tarsi), der ventral im distalen Abschnitt der Tibia liegt. Als Heber des Tarsus fungiert der dorsal gelegene Musculus levator tarsi.

(SEIFERT 1975: p. 194, Abb. 123!)

Diese beiden Muskeln (vgl. KÉLER 1955: p. 670) konnten auch bei Diptera gefunden werden:

Um die Muskulatur besser sichtbar zu machen, wurden Beine von *Tabanus bovinus* LOEW zunächst in ca. 30 % iger H_2O_2 -Lösung gebleicht und dann mit Chromotrop bzw. Boraxkarmin gefärbt (und differenziert).

(nach ROMEIS 1948: p. 151, 152).

Der Tarsus der Diptera besteht fast stets aus 5 Tarsengliedern (= Tarsensegmente = Tarsalia = Tarsomere) .

" Nur bei einigen Cecidomyioidea ist die Zahl der Tarsenglieder (bis auf 2 bei Heteropeza) reduziert und ebenso bei der myrmecophilen Phoridengattung Myrmosicarius "

(HENNIG 1973: p. 198) .

Die Tarsenglieder sind im allgemeinen breiter als hoch (vgl. Abb. 24f+g und OCKLER 1890: p. 233). Ihre Länge nimmt in der Regel vom 1. bis 4. Glied ab, während das 5. Glied wieder länger ist (s. Abb. 3b). Sie sind $\pm$ walzenförmige Röhren mit stark sklerotisierter Kutikulawand, die sich basal verengen und $\pm$ in das vorhergehende Glied einsenken: s. Abb. 28c; vgl. DAHL (1884: p. 152).

Sie sind untereinander beweglich, also über membranöse Kutikula verbunden: Me in Abb. 28c+d; vgl. p. 105 und SEIFERT (1975: p. 192) und DAHL (1884: p. 152). Daher eignet sich der Tarsus auch zum Anlegen an unebene Unterlagen. Es kann der gesamte Tarsus oder nur ein unterschiedlich großer basaler, apicaler oder mittlerer Teil desselben (z.B. T2-4) auf die Unterlage aufgesetzt werden.

Gewöhnlich sind die Vordertarsen kürzer als die Mittel- und Hintertarsen. (KÉLER 1955: p. 214).

4.2.2. Beborstung

Die Tarsenglieder tragen auf ihrer gesamten Oberfläche einen dichten Besatz von $\pm$ kräftigen und langen Borsten (s. Abb. 17, 18, 24, 28, 29, 41, 46b, 49, 53a, 65a, 69-73, 79, 88). Dazwischen bilden unzählige viel kürzere und feinere Trichome einen noch wesentlich dichteren Besatz. Abb. 79b zeigt z.B., daß es sich dabei nicht um kleine Borsten oder Haare, sondern tatsächlich um Trichome handelt; denn diese haben keine ringförmige Basis, wie sie für die allermeisten Borsten typisch ist (s. Abb. 17, 18, 24c, 26e, 27a). In einem solchen kutikularen Basalring sind die mechanorezeptorischen Borsten allseits beweglich eingelenkt und reagieren auf Abbiegen (Tastsinn).

Borsten sind bei getrockneten Insekten sehr hart und spröde, so daß sie bei Berührung leicht abbrechen. Beim lebend-frischen Insekt jedoch sind sie sehr biegsam und geschmeidig. Daher bietet die meist besonders dichte und z.T. kräftige ventrale Beborstung (s. z.B. Abb. 1a, 24, 72a), mit der der Tarsus die Unterlage berührt, ein gutes elastisches Polster gegenüber der Unterlage. Damit ist ein sehr wirksamer mechanischer Berührungsschutz der Tarsenglieder gegeben.

Die Ventralseite der Tarsen, die Tarsensohle, ist gewöhnlich stärker als die Dorsalseite beborstet.

(KÉLER 1955: p. 214).

Die Borsten, die im allgemeinen an ihrer Oberfläche Längsrillen aufweisen (s. Abb. 24c), sind wie die gesamte Kutikula mit einem feinen Lipidfilm überzogen. Daher kann man annehmen, daß der Kontakt der vielen Borsten mit der Unterlage durch Adhäsion schon eine gewisse Haftung bewirkt, die allerdings auf geneigten Flächen zum Festhalten bei weitem nicht ausreicht.

Da die Borsten alle schräg nach distal gerichtet sind, können sie einem distalen Abgleiten des Tarsus auf rauher Unterlage entgegenwirken. In proximaler Richtung hingegen kann der Tarsus leicht angezogen werden, wenn das Bein dem Körper nähergebracht oder beim Gehen von der Unterlage abgehoben wird.

Die dorsalen Borsten (vgl. OCKLER 1890: p. 238) stehen in der Regel schräg nach vorne bzw. distal (s. Abb. 24) und sind nur schwach nach unten gekrümmt, mit Ausnahme einer sehr langen medianen Borste am dorsalen Endrand des letzten Tarsengliedes. Diese Endborste (B in Abb. 4a+e, 24), die ganz allgemein bei Diptera (und wohl auch anderen Gruppen) vorkommt, ist normalerweise weit bogenförmig nach unten gekrümmt. Diese und andere dorsale Endborsten könnten vielleicht zur indirekten Perzeption der jeweiligen Stellung praetarsaler Teile zur Unterlage oder zum Tarsenendglied dienen. Die Endborsten bieten dem Praetarsus (außerdem)

wohl einen gewissen Schutz vor Verschmutzung; denn Partikel entsprechender Größe bleiben z.T. bereits an den Borsten kleben und gelangen somit nicht auf die Oberfläche etwa der Haftlappen. Diese Funktion gilt für die dorsale Beborstung allgemein und auch für Trichome (s. 4.9.2.3.). Dabei ist wohl für die Fliegen vor allem wichtig, daß sie Schmutzteilechen, die an Borsten oder Trichomen haften, durch Putzen viel leichter abstreifen können als Partikel auf nackter Kutikula.

4.2.3. Die ventrale Einbuchtung des Tarsenendgliedes

s. Abb. 1a, 3b, 4a+e, M32, 27g, 28d, 29a+b, 30a+e, 31a+c, M62+61, 33a+c, 42, M106, 46d, 51a, 55a, 57a, 60a, M119, 65b+c, 69a, M120-M122, 73, 74b, 90a, 91a, 92 .

vgl. OCKLER (1890: p. 236-238) .

= ventraler Ausschnitt des Tarsenendgliedes (AT)

= ventraler Tarsalausschnitt .

Der laterale und ventrale Endrand des letzten Tarsengliedes ist meist [†] stark nach proximal eingebuchtet, damit die praetarsalen Teile bei ihrer Bewegung genügend Platz finden. Das betrifft insbesondere die Haftlappen, da sie weiter ventral und proximal inserieren als die Krallen und da sie weit nach unten geschlagen werden, während die Krallen mehr zur Seite bewegt werden (s. 4.11.2.) .

OCKLER (1890) gibt an, daß der Tarsalrand bei Insekten ohne Haftlappen an jeder Seite nur ein wenig ausgeschnitten ist, und liefert dafür eine plausible Erklärung:

" infolgedessen können die Krallen, da sie ihren dickeren Grundtheil in diesen Ausschnitt hineinlegen, weiter zurückgeschlagen werden; auf diese Weise bilden sie mit dem Tarsus einen regelrechten, zum Klettern vorzüglich geeigneten Haken " (s. p. 90).

Dagegen weicht nach OCKLER (1890) bei Insekten mit Haftlappen der ventrale Tarsalrand sehr bedeutend zurück. Auch dafür gibt OCKLER eine passende Erklärung:

" Wenn ... Insekten in die Lage kommen, ihre Krallen soweit einschlagen zu müssen, dass dieselben sich gegen den Rand des Tarsengliedes legen ..., so muss für die ... zurücktretenden Haftorgane doch Platz zum Ausweichen vorhanden sein. "

Nun werden die Haftlappen allerdings wohl weniger von den Krallen, mit denen sie basal verbunden sind, zurückgeschoben, sondern vor allem direkt durch die Streckplatte, mit der sie ebenfalls verbunden sind (s. 4.11.4.) .

4.2.4. Der Krallenhöcker (KH)

s. Abb. 1-3, 27k, 29b, 30e, M107, 89b .

= (Krallen)gelenkhöcker (OCKLER 1890: p. 236)

= "Tubercula" (HOLWAY 1935)

= Unguifer = "Krallenträger" (KÉLER 1955) .

Der Krallenhöcker ist ein stark sklerotisierter, fester, medianer Fortsatz der distalen Kutikulawand des Tarsenendgliedes, der (am Ende) die beiden Krallen trägt. (s. auch KÉLER 1955: p. 306). Diese sind dort mit ihren ausgehöhlten äußersten Basen (meist) eng nebeneinander - wie in einem Halbkugelgelenk beweglich - eingelenkt.

Wie schon OCKLER (1890) feststellt, ist der Krallenhöcker "morphologisch wohl als eine Verdickung der Chitinhülle aufzufassen". Er dient als stützender Drehpunkt für die Krallen und bildet ein stabiles, feststehendes Widerlager bei ihrer Bewegung: s. 4.11.5. .

Daher muß der Krallenhöcker fest mit dem Tarsenendglied verwachsen sein: Er ist über 1 bis 2 $\frac{1}{2}$ dicke sklerotisierte Kutikularleisten (CL) (= Skleritleisten) an der frontalen oder dorsalen Tarsalinnenwand befestigt und stellt den herausragenden unmittelbaren Fortsatz dieser Leisten dar: s. Abb. 1-3; vgl. DE MEIJERE (1901: p. 449). Diese "Skleritarme" laufen meist mit einem $\frac{1}{2}$ langen basalen Abschnitt an der Tarsalinnenwand entlang, stellen also Wandverdickungen dar (s. auch OCKLER 1890). Ihre Länge und Stärke entspricht der Stabilität, die sie zu geben vermögen.

Bei der Gattung Panorpa (Mecoptera) z.B. ist nur e i n e mediane Skleritleiste innen an der distalen Vertikalwand des Tarsenendgliedes vorhanden (CL in Abb. 27f+i+k). Wohl bei

den meisten Diptera sind hingegen 2 nach distal zum Krallenhöcker konvergierende Skleritspangen entwickelt (CL in Abb. 1-3), die aus der dorsalen Tarsalinnenwand nach ventral "herauswachsen". Ob es noch prinzipiell andere Ausbildungsformen gibt, ist ungewiß. Jedenfalls hat OCKLER (1890) bei Insekten offenbar auch nur diese 2 Typen gefunden, die er recht treffend beschreibt:

" Der Krallenhöcker ist am Grunde entweder direkt mit der Chitinhülle verwachsen (Fig. 5), und dies ist bei den Insekten ohne Haftläppchen der Fall, oder er sitzt auf einer bogenartigen Chitinverdickung (Figg. 28, 45, 57), die, sich dem äusseren Rande des Tarsengliedes gewissermaßen anschmiegend, nach den Seiten schwächer werdend ausläuft; welche Verdickung ... als skelettale Verstärkung des Tarsengliedes durchaus nothwendig ist. Die zweite Form des Krallenhöckers findet sich bei Insekten mit Haftorganen am Krallengliede. "

Allerdings sind diese beiden Typen wohl nicht ausschließlich auf Fälle ohne bzw. mit Haftlappen beschränkt (vgl. z.B. *Panorpa*).

Der Krallenhöcker ragt distal im allgemeinen etwas über die apicale Vertikalwand des Tarsenendgliedes hinaus (s. 4.11.5.). In diese ist er basal fest eingefügt, so daß man ihn wohl auch als Fortsatz dieser Kutikulawand und nicht nur als Fortsatz der Skleritleiste(n) ansehen kann.

Die F o r m des (eigentlichen) Krallenhöckers ist unterschiedlich. Seine Dicke (Höhe) ist in der Regel wesentlich

geringer als die Breite und Länge, so daß er lateral gesehen $\pm$ flach erscheint. Dorsal gesehen gibt es im wesentlichen wohl 2 Formen: Der Krallenhöcker kann am Ende eine oder 2 Kuppen bilden.

Der einkuppige (knopfförmige) Krallenhöcker (s. Abb. 1, 2) wird von OCKLER (1890) bei einkralligen Insekten gefunden, ist aber wohl keineswegs auf diese beschränkt. Denn er hat beiderseits im Grunde auch 2 $\pm$ ausgeprägte laterale Kuppen (Ecken), auf denen die Krallen sitzen; nur besteht zwischen diesen Kuppen keine mediane Einbuchtung (wie beim zweikuppigen Krallenhöcker), sondern eine leicht konvexe Verbindung. Diese Einbuchtung kann $\pm$ flach sein, so daß es zwischen beiden Typen wohl alle möglichen Übergänge gibt.

Beim zweikuppigen Krallenhöcker (s. Abb. 3, 30e) kann sinnvollerweise jede Kralle etwas von der anderen entfernt auf einer eigenen Erhebung aufsitzen. Die Kuppen können median $\pm$ weit voneinander getrennt sein. Das hängt wohl von der Größe und Beweglichkeit der Krallenbasen und vielleicht auch von der Ausbildung der Haftlappen ab.

So findet OCKLER (1890), daß bei Insekten mit einem mittleren Haftlappen der Krallenhöcker breiter ist und 2 seitliche Vorsprünge trägt, zwischen denen manchmal noch ein kleiner mittlerer Vorsprung ausgebildet ist.

Ein zweikuppiger Krallenhöcker scheint bei Diptera häufig zu sein. Er kommt in ausgeprägter Form offenbar vor allem bei Arten mit stark entwickelten Krallenbasen und bei (allen?) Arten mit mittlerem Haftlappen vor (s. Abb. 3, 7, 51-58). Ein solcher Haftlappen inseriert (immer?) mit seiner dorsalen Basis zwischen den Krallenbasen; diese müssen folglich entsprechend weit auseinanderliegen.

4.3. Der P r a e t a r s u s

s. Abb. 4, 7c+e, 27e, 28f, 30d, 33d, 47d, 55a, 57b, 59c, 65d, 68, 69c+d, 70c, 71d, 74a, 82a, 85a, 88b, 89b, 90b, 92 .

- = "Krallenglied" (OCKLER 1890)
- = "Krallensegment" (WEBER 1933)
- = "Onychium" (KIEFFER 1900)
- = "Transtarsus" (KÉLER 1955)

englisch: = pretarsus .

Die Bezeichnung "Praetarsus" geht auf DE MEIJERE (1901: p. 423) zurück und hat sich heute in der Literatur weitgehend durchgesetzt. CRAMPTON (1942: p. 65) weist allerdings mit Recht darauf hin, daß der Praetarsus "posttarsal" gelegen ist und nennt ihn daher P o s t t a r s u s oder A c r o p o d .

Der Praetarsus ist das fast stets mit Hafteinrichtungen versehene Endglied der Arthropoden-Extremität, das distal auf das Tarsenendglied folgt. Er entspringt in einer ventralen Einbuchtung dieses Tarsengliedes (s. 4.2.3.) und beginnt proximal mit der Streckplatte (s. 4.6.). Zu ihm gehören alle Anhänge wie Empodium, Haftlappen (s. Abb. 92) und Krallen sowie die basal dazwischen liegende (verbindende) membranöse Kutikula (= Membran, s. 4.5.) mit eingelagerten Skleriten. (s. 4.13., 8.).

Diese biegsame Kutikula verbindet Haftlappen, Krallen und Sklerite miteinander sowie mit der Streckplatte und fügt alle diese Teile zu einem isolierbaren Ganzen, eben dem Praetarsus, zusammen. Dieser ist wohl hauptsächlich am Rande der Streckplatte mit der distalen Innenwand des Tarsenendgliedes wiederum über Membranen beweglich verbunden.

Oft sind vom Praetarsus nur die distalen Anhänge äußerlich sichtbar, während sein Basalteil $\frac{+}{-}$ tief (s. 4.12.) in einer ventralen Einbuchtung des Endrandes des letzten Tarsengliedes liegt: s. Abb. 1a, 3b, 4a+e; vgl. BAUCHHENB (1979: p. 6). Durch diesen ventralen Tarsalausschnitt, der ganz unterschiedlich groß sein kann, ist genügend Platz für die Insertion und Bewegung der Haftlappen (besonders der Pulvillen) und anderer praetarsaler Teile.

Der Praetarsus wird bei Insekten allgemein durch Muskeln im Femur und in der Tibia bewegt: s. KÉLER (1955: p. 669, 670). Er ist mit diesen Muskeln über eine sehr lange, dünne Sehne verbunden:

4.4. Die Krallensehne (S)

s. Abb. 3b, 4c, 6b, 7c-e, 27, 28c+e, 29d-f, 30d, 33d, M94, 47d, 57, 59c+d, 61, 65d+e, 67, 69c+d, 70c, 71d, 72c+d, 82a+b, 83b, 87, 89b, 90b+c, 92 .

vgl. DAHL (1884: p. 155) .

= Sehne der Krallenbeugermuskeln (OCKLER 1890)

= (Unguitractor-)Sehne

englisch: = apodeme (HOLWAY 1935)

= (unguitractor) tendon (HOLWAY 1935) .

Diese kutikulare Sehne, die (zumindest) peripher ⁺ sklerotisiert ist, beginnt etwa in der Mitte des Schenkels, durchzieht weit ventral (median) verlaufend Tibia und Tarsus und endet kurz vor der Basis der Streckplatte, mit der sie über membranöse Kutikula flexibel verbunden ist. Dort bildet sich die Sehne durch Einstülpung der äußeren Kutikula nach innen: vgl. Abb. 82b .

Bei Kontraktion der an der Sehne ansetzenden Praetarsus-Muskeln wird die Sehne - und damit der Praetarsus - ein Stück in proximale Richtung gezogen. Je stärker diese Muskelkontraktion ist, desto weiter wird der Praetarsus ins Innere des Tarsenendgliedes eingezogen: s. Abb. 17, 18, 24-26 . Es lassen sich also 2 Extremfälle unterscheiden:

- vollständig eingezogener ("gespannter") Praetarsus:

Totale "Haftstellung" : Praetarsus an die Unterlage angedrückt;

- vollständig gestreckter ("entspannter") Praetarsus:

Totale "Ruhestellung" : Praetarsus von der Unterlage abgehoben bzw. der Unterlage locker aufliegend.

Bei toten Diptera ist der Praetarsus verschieden stark eingezogen, selten ganz gestreckt. So ist sehr häufig nur ein ⁺ kleiner apicaler Teil der Streckplatte ventral sichtbar.

Je stärker der Praetarsus eingezogen ist, desto stärker ist normalerweise der Tarsus eingekrümmt. Denn der Zug an der Sehne muß ganz offensichtlich eine Biegung des Tarsus nach unten hervorrufen, wenn letzterer nicht durch die einhakenden Krallen gestreckt gehalten wird (SNODGRASS 1952: p. 313). Daß die Tarsen immer nach u n t e n (nicht nach oben) gebogen werden, erklärt DAHL (1884: p. 152, 153) durch die dorsal weniger biegsame Verbindung der Tarsenglieder untereinander.

Trennt man nämlich von einer frisch abgetöteten Fliege ein Bein ab und zieht mit einer Pinzette an der Sehne, so krümmen sich die Tarsenglieder im Bogen nach unten. Das ist logisch, da sich ja beim Sehnenzug der ventral im Tarsus verlaufende Sehnenabschnitt verkürzt. Auf ebener Unterlage bedeutet das, daß sich die Tarsenglieder an die Unterlage anlegen. Sie können dann mit ihrer dichten ventralen Beborstung (s. 4.2.2.) zusätzliche Haftung bewirken.

Durch den Zug an der Krallensehne werden vor allem aber die praetarsalen Anhänge auf die Unterlage gedrückt, so daß sie haften können.

CRAMPTON (1942: p. 65) erläutert diesen Vorgang folgendermaßen (vgl. auch HOLWAY 1935: p. 3) :

" The unguitractor muscles, attached to the unguitractor tendon, ut, draw the unguitractor plate, u, back into the cavity of the distal segment of the tarsus dt, when they contract. This causes the unguitractor plate u to pull upon the flexor membrane attached ... to the claws ..., thereby flexing the claws, which become extended again through the natural resiliency of the parts, when the unguitractor muscles relax. "

Da alle Anhänge eines Praetarsus nur über eine einzige Sehne bewegt werden können, sind sie nicht unabhängig voneinander beweglich. So werden auch Krallen und Pulvillus auf der rechten Seite stets in gleicher Weise bewegt wie

auf der linken Seite. Es ist also nur eine synchrone Bewegungsweise der zueinander symmetrischen praetarsalen Teile möglich. Es kann allenfalls durch einseitige Wechselwirkungen mit der Unterlage ein unsymmetrisches Bild entstehen.

4.5. Die Membranen (Me)

s. Abb. 1, 2, 4c+d, 5, 8, 12-15, 18, 19, 25h, 27g-i, 29b+e, 30a+d, M62, 32, 33, 47b, 55a, 58, 59d, 61, 65e, 66, 69d, 70a, 72, 74b, 76-80, 82, 83b+e, 84, 85, 87, 89b, 90-92 .

vgl. OCKLER (1890: p. 234-235) .

= membranöse Kutikula

englisch: = (articular) membranes (= Gelenkmembranen)
= (flexor) membranes (HOLWAY 1935) .

In der alten Literatur (ca. 1900) wird die membranöse Kutikula als "(elastische) Gelenkhaut" oder als biegsame bzw. faltige "Haut" bezeichnet.

Man kann sie oft auch als syndetische Membran oder Syndese bezeichnen, die SEIFERT (1975: p. 201) als "straff gespannte Gelenkmembran zwischen zwei Skleritflächen" definiert.

Um bewegt werden zu können, müssen Krallen und Haftlappen irgendwie mit der Streckplatte verbunden sein. Dazu dient membranöse, also nicht sklerotisierte, weiche Kutikula. Diese setzt lateral und dorsal an der Streckplatte an und bildet eine flexible Verbindung. Diese Flexibilität ist für die Bewegung der Krallen und Haftlappen von Bedeutung und hat außerdem den Vorteil, daß Unebenheiten der Unterlage sowie ungerade Stellungen des Tarsus leicht ausgeglichen werden können.

Beim Erschlaffen der Praetarsus-Beugermuskeln läßt der Zug an der Sehne nach, Sehne und Streckplatte verschieben sich nach distal und die verbindenden Membranen entspannen sich, so daß Krallen und Haftlappen wieder ihre ursprüngliche gestreckte bzw. ebene Lage einnehmen.

Für diese distale Verschiebung sind 2 Mechanismen denkbar, die wahrscheinlich zusammenwirken (s. auch 4.6.2.) :

- 1) Entspannung der biegsamen Membranen
- 2) Druck der Hämolymphe in der Extremität .

Trennt man bei einer frisch abgetöteten Fliege ein Bein ab und zieht mit Pinzette an der Sehne, so wird der Praetarsus eingezogen. Er geht jedoch nach Entfernen der Pinzette nicht mehr von selbst in den gestreckten Zustand zurück. Das dürfte daran liegen, daß infolge Austrocknung

im Innern des Beines der Hämolympdruck nachgelassen hat, und daß die Sehne nicht mehr so leicht beweglich ist wie im lebenden Zustand.

OCKLER (1890) gibt eine zutreffende Beschreibung von der am Ende des letzten Tarsengliedes befindlichen membranösen Kutikula, die er wie damals üblich als "Haut" bezeichnet:

" Die abschließende Haut senkt sich ... taschenartig in das Tarsenglied ein. Dieselbe ist sehr weich, helldurchscheinend, fast farblos und hat auf ihrer Aussenseite feine höckerartige Erhöhungen, die zum Theil in sehr kurze härchenartige Spitzen auslaufen " .

Die meisten Membranen haben eine solche ⁺ gekörnte oder gefältelte und oft mit Mikrotrichien besetzte Oberfläche: s. Abb. 4d, 14, 16c, 24c, 25h, 26e .

Eine ähnlich gestaltete Oberfläche findet sich bei der H a u t von Wirbeltieren, und zwar an den Stellen, an denen die Haut stark dehnbar sein muß, z.B. zwischen Daumen und Zeigefinger der menschlichen Hand. Hier verschwinden bei Dehnung (Straffung) die körnchenartigen kleinen Erhebungen und Fältelungen der Haut weitgehend, während sie in Ruhelage wieder als solche deutlich in Erscheinung treten.

Der gleiche Effekt kann analog auch für die körnigen Membranen der Insektenkutikula angenommen werden.

Es gibt allerdings auch völlig glatte Membranen: s. Abb. 4c+d und OCKLER (1890: p. 234) .

Da an dem punktförmigen Ende der Krallensehne aus räumlichen Gründen nicht gut alle zu bewegendenden praetarsalen Anhänge ansetzen können, muß ein breites stabiles Stück dazwischengeschaltet werden :

4.6. Die Streckplatte (U) (DAHL 1884: p. 152)

s. Abb. 4-7, 27, 28f, 29, 30a+d, 32, 33a+d, 36a, 42, M85, 45a+c, 46d+e, 47, M107, 55a, 57, 59c+d, 61, 64, 65c-e, 68, 69c+d, 70c, 71d, 72c+d, 73, 74a+b, 82, 83b, 85a, 87, 89b, 90b+c, 92 .

vgl. OCKLER (1890: p. 227-230) ; s. 7.3. !

Englisch: = unguitractor (plate)

= "Krallenhaftplatte" (HENNING 1974)

= Unguitractorplatte (U)

= Unguitractor : Diese oft verwendete kurze Bezeichnung erscheint nicht so zweckmäßig, da sie eventuell zu Verwechslungen mit Unguitractor-Sehne oder -Muskel führen könnte.

Hier ist dem Ausdruck "Streckplatte" vor allem wegen seiner Kürze der Vorzug gegeben worden; außerdem übt die Streckplatte ihre Zugwirkung ja nicht nur auf die Krallen (Ungues) aus, sondern auch auf die Haftlappen.

4.6.1. Definition

Die Streckplatte ist eine an der ventralen Oberfläche der Basis des Praetarsus gelegene Skleritplatte (vgl. BAUCH-HENß 1979: p. 6), an deren Basis median die Krallensehne ansetzt. Diese reicht - wie lichtmikroskopisch erkennbar (s. Abb. 6b, 7c, 27i, 29d-f, 30d, 33d, 47d, 59d, 61, 69c+d, 70c, 72d, 87) - nicht ganz bis zur Streckplatte, sondern ist am Ende durch divergierende Membranen mit dieser verbunden. So ist an dieser Stelle eine gewisse Flexibilität gegeben.

Von ihrer Entstehung her gesehen ist die Streckplatte wohl eine verdickte, ⁺ stark sklerotisierte Modifikation der das Tarsenendglied abschließenden Kutikula (vgl. OCKLER 1890: p. 234). Man kann die Streckplatte auch wie DAHL (1884: p. 155) als " verdicktes Stück der äußeren Chitinhülle " bezeichnen, das von membranöser Kutikula umgeben ist. " Darauf weist schon die ganze Struktur hin. "

4.6.2. Membranöse Verbindung zum Tarsenendglied

Soweit es bei der Präparation verschiedener Praetarsen zu erkennen war, ist die Streckplatte teilweise über weißliche Membranen mit der dorsalen und lateralen Tarsalinnenwand verbunden. Damit wird im wesentlichen folgende Aussage von DAHL (1884: p. 154) über die Streckplatte bestätigt:

" Nach der ventralen Seite hin ist sie vollkommen von dem Körper des letzten Tarsengliedes getrennt und steht nur an den Seiten durch eine faltige Haut mit den Seitenwänden des Gliedes in lockerer Verbindung " .

Wird beim Zug an der Sehne die Streckplatte nach proximal ins Tarsenendglied gezogen, so spannen sich diese "faltigen" Membranen. Beim Nachlassen des Zuges entspannen (kontrahieren) sie sich, so daß sich die Streckplatte nach distal schieben kann. Diese Bewegung wird nach DAHL (1884: p. 154) durch die zurückfließende Hämolympe ermöglicht. Dabei ist die stabile (feste) Form der Streckplatte wichtig (s. 7.3.1.) .

OCKLER (1890: p. 234, 235) dagegen schließt aus seinen Untersuchungen, daß beim Nachlassen des Zuges an der Sehne " die elastische Gelenkhaut das Vortreiben der Streckplatte in erster Linie veranlasst " (gemeint ist das "Heraustreiben" aus dem Tarsenendglied) .

4.6.3. Form

Die Streckplatte ist nach HOLWAY (1935: p. 6) der bei Insekten überhaupt am konstantesten auftretende praetarsale Teil, variiert aber natürlich in Größe, Form und Struktur.

Sie ist (wie der Name sagt) ⁺ plattenartig abgeflacht. Das ist schon aus Platzgründen sinnvoll; denn ein dickes

Sklerit würde bei Vor- und Rückwärtsbewegung mehr Raum beanspruchen. Außerdem wird durch die Abplattung aufgrund der ventralen Lage der Streckplatte ermöglicht, daß die Krallen und Haftlappen an ihrer Ventralseite über Membranen mit der Streckplatte verbunden sind (s. 4.8.2.) und so nach unten gezogen werden können, und nicht nur nach proximal wie die Platte selbst.

Daß die Streckplatte (zumindest am Ende) $\pm$ breit ist, ergibt sich aus ihrer Hauptfunktion als Verbindungsstück für die Krallen und Haftlappen (s. p. 42 oben), an dem die verbindenden Membranen ansetzen können. Zusätzlich bildet sie einen stabilen Abschluß des Praetarsus nach unten gegen die Unterlage und hat wie jedes Sklerit auch allgemeine Stützfunktion.

In manchen (vielen?) Fällen stellt die Streckplatte keine ebene Platte dar, sondern ist an den Seiten etwas schräg nach dorsal gebogen: s. Abb. 4e+f, 5c+d, 25h .
 JACKLER (1890: p. 228) spricht von einer "mittleren Rinne".

Die Form der Streckplatte (in Aufsicht) kann unterschiedlich sein: s. Abb. 4-7, 27-30, 32, 33, 36, 42, 45-47, 57, 59d, 61, 64, 65e, 68, 69c, 70c, 71d, 73b, 82, 85a, 87, 90c, 92 . Wenn die Streckplatte keinen apicalen Fortsatz (Empodium, s. 4.7.) bildet, so ist sie vor allem aufgrund der distal ansetzenden Membranen apical in der Regel breiter als basal (oft wie abgestutzt), meist $\pm$ trapezförmig.

Sehr häufig weist sie an der Basis eine mediane Einbuchtung ("Einkerbung") auf (s. z.B. Abb. 4c, 7e), die offenbar für die Insertion der Krallensehne von Bedeutung ist (s. auch DAHL 1884: p. 154 und OCKLER 1890: p. 228) .

4.6.4. Oberfläche (vgl. 7.3.2.)

Bei einer freipräparierten Streckplatte konnte die innen und daher verborgen liegende Dorsalseite abgebildet werden (s. Abb. 5a+b). Diese erscheint im Lichtmikroskop (LM) vollkommen glatt und glänzend.

Die Ventralseite der Streckplatte hingegen liegt frei, ist also von der ventralen Kutikulahülle des Tarsenendgliedes durch einen flachen Spaltraum getrennt, in den bei größeren Arten ohne weiteres die Spitze einer Insektennadel eingeführt werden kann. Bei den LM-Aufnahmen (s. Abb. 6b, 7e, 27, 29, 33d, 46e, 47d, 59c+d, 61, 69c, 70c, 72c+d, 87) ist die Streckplatte durch die stärkere Sklerotisierung, mit der meist eine dunklere Pigmentierung einhergeht (s. p. 10, 11, 162), in ihrer Begrenzung klar zu unterscheiden. Die REM-Aufnahmen (s. Abb. 4, 5c, 7c+d, 30a, 32, 47b, 65, 74, 82, 85a, 90b+c) zeigen, daß die Streckplatte oberflächlich ⁺ nahtlos in membranöse Kutikula eingebettet ist. Daher ist hier eine Abgrenzung nicht immer

ganz leicht, vor allem dann, wenn ein basaler Teil der Streckplatte unter dem distalen Tarsalrand verborgen ist. Dennoch ist die Streckplatte im allgemeinen gut an ihrer typischen ventralen Oberfläche zu erkennen (vgl. HENNING 1974: Abb. 4C-E, p. 329+330). Diese ist normalerweise $\pm$ schuppenartig (gefeldert) strukturiert. Die Schuppenplättchen - oft auch kurz "Schuppen" genannt - , die in manchen Fällen apical jeweils in ein kurzes Trichom auslaufen, sind dachziegelartig angeordnet und besitzen je nach Art verschiedene Größe und Form. Bei ein und derselben Streckplatte sind sie im einfachsten Fall alle etwa gleich groß (uniform) (s. Abb. 7d, 27h, 29f, 30a, M62, 32, 33d, 45a, 46e, 47b, 55a, 65e). Bei den meisten Diptera jedoch liegt nicht eine derartige homogene, sondern eine heterogene Strukturierung der Streckplatte vor, d.h. die Plättchen sind in verschiedenen Bereichen der Streckplatte in Größe und Form unterschiedlich.

Sehr oft ist zu beiden Seiten je eine $\pm$ ausgedehnte Reihe kurzer und breiter "Schuppen" entwickelt: s. Abb. 4, 5c+d, 36a, 42, M85, M103, 59d, 61, 72c, 73, 74, 85a, 87, 90c . Eine Streckplatte mit 2 solchen fächerartigen Seitenstrukturen sei hier als (beiderseits) quergeriefte Streckplatte bezeichnet. DE MEIJERE (1901: p. 436) gebraucht dafür den Ausdruck "zweireihig gerippt" .

Häufig ist - insbesondere natürlich stets bei lateraler Querriefung - eine ⁺ breite Mittelzone der Streckplatte ventral andersartig strukturiert als die seitlichen Bereiche. Diese Zone ist nur ausnahmsweise glatt (bei Hippoboscidae, Abb. 87). Sie trägt entweder kleinere Schuppenplättchen (s. Abb. 4, 70, 71d, 74b, 82) oder aber - wie bei der Mehrzahl der untersuchten Arten - kurze Trichome (s. Abb. 5c+d, 85a, 90c). Letztere mögen wohl aus "Schuppen" durch zunehmende Verschmälerung und Spitzenbildung entstanden sein; denn es gibt entsprechende Übergangsformen zwischen "Schuppen" und Trichomen (s. Abb. 4d, 74c, 90c).

Bei sehr vielen Diptera (s. Tab. 2, 5) - vor allem bei der großen Gruppe der heterodactylen Brachycera - verjüngt sich die Streckplatte an ihrem Ende und läuft in einen ⁺ langen und dünnen Fortsatz aus:

4.7. Das Empodium (E)

s. Abb. 4-6, 26, 36a, 37, M88-93, 41-43, M85-87, 49, 59-68, 70-77, 79, 82-91, 92d .

In der alten Literatur (um 1900) sind verschiedene heute nicht mehr gebräuchliche Bezeichnungen zu finden; z.B.:

= "Sohlenfortsatz" = "Processus plantaris"
(DE MEIJERE 1901: p. 446, 468)

= "Streckborste" (OCKLER 1890: p. 228-233) ;

englisch: = empodium .

4.7.1. Abgrenzung des Begriffes

Die folgenden Angaben von HOLWAY (1935: p. 4) über das Empodium entsprechen genau den eigenen Untersuchungen und Anschauungen:

" This term has been used for a variety of structures. CRAMPTON (1923) finds that it should be restricted to a process of the unguitractor as found in Asilid Diptera and other orders. HAYES and KEARNS (1934) accept this view and apply the term in their work on Coleoptera. Empodium is often used erroneously to refer to a pulvillus. "

Da eine Homologie von Empodium und mittlerem Haftlappen (inclusive Arolium) nicht nachgewiesen ist (s. p. 358 ff.), kann die Bezeichnung "loboformes" oder "pulvilliiformes" Empodium, wie sie in der Literatur vorkommt (z.B. bei HENNIG 1973: p. 199), nicht verwendet werden. Es ist leider eine selbst heute noch sehr weit verbreitete Ungenauigkeit, den Mediolobus (s. Abb. 92b+c) auch als Empodium zu bezeichnen. Daher sei folgende eingeschränkte Definition gegeben:

Das Empodium ist ein direkter medianer Endfortsatz der Streckplatte.

Analog wird es von WEBER (1933: p. 129) als nicht abgliederter Fortsatz des Unguitractors definiert.

"Direkt" bedeutet hier, daß die sklerotisierte Streckplatte einfach apical in diesen Fortsatz ausläuft, ohne daß ein Bereich membranöser Kutikula dazwischen liegt. Das

Empodium wird daher auch bei der präparativen Isolierung der Streckplatte nicht davon abgetrennt (s. Abb. 5d, 59d, 61, 71d, 72c+d, 87). Es setzt sich hierbei also nicht nur - wie beim mittleren Haftlappen - die ventrale Kutikula-Oberfläche der Streckplatte kontinuierlich fort (vgl. DE MEIJERE 1901: p. 442), sondern die gesamte periphere Oberfläche. Daher hat das Empodium auch in etwa den gleichen Sklerotisierungsgrad und ähnliche Oberflächenstruktur wie die Streckplatte oder zumindest wie deren mittlerer Endabschnitt.

Man müßte so gesehen das Empodium als " Spitze oder Ausläufer der Streckplatte " (also als Teil derselben) bezeichnen. Es hat eine eigene Bezeichnung, die sich als praktisch erweist, wohl hauptsächlich nur dadurch bekommen, daß es einen äußerlich sichtbaren praetarsalen Anhang darstellt, der wahrscheinlich vor der Streckplatte selbst entdeckt wurde.

4.7.2. Beschaffenheit

Das Empodium ist meist setiform (= borstenförmig) und läuft ziemlich spitz aus, stellt aber keine Borste dar. Man könnte es vielmehr als großes sklerotisiertes Trichom bezeichnen, das in der Regel zahlreiche viel kleinere Trichome trägt. Diesen Unterschied hat schon DE MEIJERE (1901: p. 468) erkannt, indem er schreibt: " es ist aber keine 'Borste' im morphologischen Sinn " .

Bei manchen Brachycera sind diese Trichome lang und bilden - hauptsächlich auf der Unterseite - einen dichten Besatz (s. Abb. 37, 41-43, 70-72, M120, 87, 88). Dadurch sieht das Empodium, wenn es kurz ist, ähnlich aus wie ein reduzierter Mediolobus (vgl. p. 359). Davon ist es jedoch klar zu unterscheiden: Es ist als unmittelbarer Fortsatz der Streckplatte stärker sklerotisiert als ein Haftlappen, läuft spitz aus und trägt spitz endende (ungeknöpfte) Trichome, während die Haftlappen zumindest bei den Brachycera ventral geknöpfte Hafttrichome mit der typischen spatelartigen Endverbreiterung aufweisen (s. Abb. 10, 11).

Bei vielen Nematocera trägt das Empodium (s. p. 196) längere Trichome und erhält damit ein fiederartiges, kammförmiges oder geweihartiges Aussehen (s. Abb. 37, M89, M92, 41-43).

Bei in Alkohol und trocken konservierten sowie frisch abgetöteten Exemplaren verschiedener größerer Fliegenarten konnten vor allem durch Präparation unter dem Stereomikroskop 2 wichtige Eigenschaften des normalen setiformen Empodiums festgestellt werden:

1) Das Empodium ist im frischen (nicht getrockneten) Zustand (etwas) elastisch. Es läßt sich etwa im apicalen Drittel mittels Präpariernadel am Praetarsus bis zu einem bestimmten Winkel (jeweils ca. 40°) in der Horizontale hin- und herbewegen, geht aber natürlich nach Abzug der Nadel

wieder in die ursprüngliche Mittelstellung zurück. In Vertikalrichtung dagegen ist es kaum zu bewegen.

2) Das Empodium ist - zumindest bei sehr vielen Arten - lateral abgeplattet und damit $\frac{1}{2}$ sichelförmig: s. Abb. 6, 65.

Dieses Merkmal, das in der Literatur nicht gefunden werden konnte, ist im System der Diptera offenbar erstmals bei den Asilomorpha (s. Tab. 5) entwickelt. Es ist nur bei Betrachtung entsprechend präparierter Praetarsen von lateral und zusätzlich von dorsal oder ventral deutlicher zu erkennen: Die Basis des Empodiums ist lateral deutlich breiter als ventral gesehen. Bei den großen Arten der Gattung Laphria (Asilidae) wirkt das Empodium geradezu wie ein senkrecht zwischen den Pulvillen stehendes, nach oben gebogenes Schwert (s. Abb. 6).

Dem ursprünglichen Zustand dürfte ein Empodium entsprechen, das wie die Streckplatte dorsoventral abgeflacht ist. Ein solches Empodium findet sich z.B. bei Empidae und Bombyliidae, s. Abb. 59, 61, 70. Es gibt innerhalb der Diptera wohl alle möglichen Übergänge von dorsoventral flacher über im Querschnitt rundliche bis zu lateral flacher Form des Empodiums. Letztere scheint bei Diptera (vor allem bei höheren Gruppen) am verbreitetsten zu sein.

Die Bildung eines an der Basis seitlich flachen Empodiums erscheint schon aus räumlichen Gründen sinnvoll; denn zwischen

den Basen der beiden Pulvillen ist wenig Platz. Aber in erster Linie ist die laterale Abplattung des Empodiums wohl durch die an seiner Basis ansetzenden Membranen zu erklären:

4.7.3. Funktionelle Bedeutung

Wie lichtmikroskopische Beobachtungen und Präparationen (sowie einige REM-Präparate) zeigten, setzen (dorso)lateral an der Empodium-Basis die verbindenden Membranen (Me3) der Krallenbasen an (s. Abb. 4d, 5d, 6b; 4.11.4.). Diese Membranen ziehen als dicke Bänder von den basalen Ventralkanten der Krallen schräg nach innen zur breiten Basis des Empodiums. Diese bildet wohl deswegen eine größere Seitenfläche, damit daraus entsprechend dicke Membranen hervorgehen können, was Stabilität und Flexibilität der membranösen Verbindung erhöht.

Hier zeigt sich auch der Sinn der distalen Verlängerung der Streckplatte in ein Empodium: Es wird der Abstand zwischen Krallenbasen und verlängerter Streckplatte entsprechend geringer, so daß die verbindenden Membranen kürzer sein können. Zudem können die Krallen weiter distal am Krallenhöcker inserieren und haben mehr Platz für stark entwickelte Basen. Auch kann die Streckplatte weiter ins Tarsenendglied eingezogen werden.

Bei der Gattung Thereva (Therevidae; s. Abb. 63, 64) ist der Distalfortsatz der Streckplatte so stumpf und kurz, daß man ihn fast nicht mehr als Empodium bezeichnen kann. Er ist von membranöser Kutikula umhüllt und ragt - soweit erkennbar - nicht aus der ventralen Oberfläche heraus. Er reicht nahe an die Krallenbasis heran und ist ventral (vor allem apical) mit Trichomen besetzt. - Dieses Beispiel soll zeigen, daß hier das Empodium keine Bedeutung als freier Distalfortsatz hat, während seine Funktion als Sklerit für ansetzende Membranen wohl bereits* (noch?) vorhanden ist.

Diese Funktion könnte unter anderem ein Grund dafür sein, warum das Empodium in der Evolution offenbar erfolgreicher war als ein mittlerer Haftlappen (zwischen den Pulvillen).

Damit ist allerdings noch keine Erklärung für die Existenz des langen freien Distalabschnitts des Empodiums gefunden, an dem ja keine Membranen ansetzen. Es gibt hierfür verschiedene Erklärungsmöglichkeiten (s. 4.7.3.1.-5.) :

4.7.3.1. Auflage-Funktion

Das Empodium wird wahrscheinlich in Ruhestellung des Praetarsus mit seinem apicalen Abschnitt auf der Unterlage aufgelegt. Dafür sprechen die oben erwähnte beachtenswerte Elastizität des Empodiums, seine Kompaktheit in vertikaler Richtung (Höhe), sein meist vorhandener ventraler Trichom-besatz, der ebenfalls abfedernd wirken kann, und seine

S t e l l u n g am Praetarsus, über die folgende Beobachtungen gemacht werden konnten:

Bei *Eristalis tenax* L. (Syrphidae) und *Laphria flava* L. (Asilidae) konnte - wie auch bei einigen anderen Fliegenarten - festgestellt werden, daß bei gestrecktem Praetarsus das Empodium noch unter die Ventralfläche der Pulvillen ragt: s. Abb. 4e, 6a, 9Ob. Bei eingezogenem Praetarsus steht das Empodium wohl meist in ähnlicher Stellung, aber es wird von den Pulvillen ventral überragt, da diese in diesem Fall ja nach unten geschlagen sind.

Bei *Laphria flava* L. konnte an frisch abgeschnittenen Tarsen beobachtet werden, daß sich das mächtig entwickelte, sichelförmige Empodium beim Zug an der Krallensehne (mit Pinzette) deutlich nach oben zwischen den Pulvillen hindurch bewegt, während diese sich nach unten bewegen. Somit ist es beim Haftvorgang von der Unterlage abgehoben und behindert dabei die Pulvillen nicht. Diese Hebung kommt wohl dadurch zustande, daß bei Distalverschiebung der Streckplatte das Empodium mit seiner Basis ein Stück weit ins Tarsenendglied hineingezogen wird. Dabei muß es beim Gleiten über den Tarsalinnenrand aufgrund seiner ventralen Krümmung angehoben werden.

Eine solche beträchtliche Anhebung gibt es aber wahrscheinlich nur bei kräftig entwickelten, leicht bogenförmigen Empodien. Allgemein dürfte die Höhe dieser Anhebung des Empodiums von dessen Stärke und Krümmung sowie von seiner Lage zum ventralen Tarsalrand abhängen.

Auch bei lebenden Fliegen konnte mehrfach beobachtet werden, daß bei auf der Unterlage haftenden Pulvillen - also bei eingezogenem Praetarsus - das Empodium der Unterlage normalerweise nicht aufliegt, sondern etwas davon abgehoben ist und

etwa parallel dazu steht. Das ist durchaus verständlich, da beim Zug an der Sehne das Empodium wie die Streckplatte im wesentlichen nach vorne gezogen wird, während die Pulvillen ⁺ stark nach unten auf die Unterlage gedrückt werden. Hier hängt es aber wohl von Bau und Stellung des jeweiligen Praetarsus ab, wie nahe an der Unterlage das Empodium beim haftenden Praetarsus zu stehen kommt. Manchmal wird es wohl auch die Unterlage berühren; das konnte zumindest bei kopfunter an Glas laufenden Stubenfliegen (*Musca domestica* L.) beobachtet werden (HASENFUSS: Mündl. Mitt. 1982) .

Eine Auflage des Empodiums bei eingezogener Stellung des Praetarsus erscheint auch deshalb ungünstig, weil dann bei Streckung des Praetarsus und der damit verbundenen Distalverschiebung des Empodiums dessen ventral aufliegender, nach distal gerichteter Trichombesatz Widerstand gegen die Unterlage leisten würde.

Die Bedeutung des in Ruhestellung des Praetarsus auf der Unterlage aufgelegten Empodiums besteht wohl darin, daß die Pulvillen auf diese Weise von der Unterlage abstehen, so daß ihre ventrale Haftfläche geschont wird, d.h. vor mechanischer Beanspruchung, Lipidverlust und Verschmutzung bewahrt bleibt. Ein solcher Berührungsschutz mag wohl auch (mitunter) für andere praetarsale Teile von Bedeutung sein, etwa für Streckplatte oder Krallen.

Das Empodium bildet nur eine sehr schmale Auflagefläche und erscheint durch seine Elastizität und Widerstandsfähigkeit (Sklerotisierung) zur Auflage auf der Unterlage gut

geeignet. Wichtig ist seine Stabilität in vertikaler Richtung (s. p. 52 oben): So kann es auf der Unterlage aufgesetzt werden, ohne in nennenswertem Maße nachzugeben. Hierbei ist aber auch eine gewisse Elastizität nötig, damit es bei Kontakt mit der Unterlage nicht abbricht, wie das bei getrockneten Insekten der Fall wäre. - Vielleicht spielt es sogar eine Rolle beim Landevorgang der Fliege, d.h. beim ersten Aufsetzen des Tarsus und Praetarsus auf der Unterlage.

Eine solche Auflage-Funktion kann von den Spitzen der Krallen - wenn überhaupt - nur dann übernommen werden, wenn sie nicht in Ruhestellung von der Unterlage ⁺ abgehoben getragen werden: s. p. 93 2) . Aufgesetzte Krallenspitzen könnten je einen lateralen (mehr distalen), das aufgesetzte Empodium einen medianen (mehr basalen) Stützpunkt bilden.

Wenn das Empodium nur sehr kurz ausgebildet ist oder ganz fehlt (z.B. auch bei Arten mit 3 Haftlappen), so kann diese Auflage-Funktion - wenn überhaupt nötig - wahrscheinlich durch folgende Teile des Praetarsus (bzw. Tarsus) übernommen werden:

- die Basungualsklerite (BS : s. 4.10.) oder die Pulvillus-Sklerite (PS : s. 4.9.3.; Abb. 25g+h)
- ein besonders stark sklerotisiertes Ende der ventralen Kutikula des Tarsenendgliedes (Sk in Abb. 29a+b)
- eine längere ventrale Beborstung der letzten Tarsenglieder (s. Abb. 24g) .

Oft sind am ventralen Endrand des letzten Tarsengliedes einige (meist 2) Borsten besonders lang und kräftig entwickelt: s. Abb. 4a+b, 24d, 46a, 51a, 54a, 59a, 60, 62, 63, M119, 65, 70a, M121, 72a, 73, 76a, 79, 83a, 85a, 88, 89a, 90a . Diese Borsten sind sehr wahrscheinlich für den Kontakt mit der Unterlage von Bedeutung. So werden sie von OCKLER (1890: p. 238) und DE MEIJERE (1901: p. 442) als "Druckborsten" bezeichnet.

Borsten sind durch ihre Beschaffenheit und Elastizität zur Auflage auf der Unterlage wohl ähnlich gut geeignet wie das Empodium, wenngleich sie wesentlich schwächer sind. Allerdings können für Borsten auch andere Funktionen, vor allem Sinnesfunktionen, angenommen werden.

Im allgemeinen hat wohl die Entwicklung der Pulvillen Einfluß auf die Länge des Empodiums (s. 7.5.2.2.). Bei den Brachycera konnte nämlich beobachtet werden, daß bei schwach entwickelten Pulvillen in der Regel auch das Empodium schwach entwickelt (kurz) ist. In solchen Fällen wird offenbar ein langer Distalfortsatz der Streckplatte nicht (mehr*) gebraucht (oder ist sogar hinderlich). Diese Beobachtung kann für die Auflage-Funktion des Empodiums sprechen.

2 Extrembeispiele dafür:

- Bei manchen Bombyliidae (z.B. Gattung Villa, s. Abb. 60, 61) sind von den Pulvillen nur die Pulvillus-Sklerite entwickelt. Das Empodium ist etwa ebenso kurz wie diese.

Ein längeres Empodium ist hier wahrscheinlich auch schon deshalb nicht nötig, weil aufgrund der fehlenden Pulvillen an der Krallenbasis und am Ende der Streckplatte mehr Platz für die verbindenden Membranen vorhanden ist. Das gilt möglicherweise auch für Praetarsen, bei denen die Pulvillen zumindest ventral relativ weit voneinander entfernt inserieren: s. Abb. 59a, 62, 63a, M119, M121, 74a, M124, 79a .

- Bei der Gattung Leptogaster (Asilidae; s. Abb. 69) fehlen Pulvillen völlig und das Empodium ist nur als minimale Ausbuchtung der Streckplatte entwickelt*. An seiner Stelle ist eine über membranöse Kutikula mit der Basis des Praetarsus verbundene kleinere mittlere Kralle vorhanden, die wohl als sekundäre Sonderbildung und nicht als umgewandeltes Empodium zu interpretieren ist.

Allgemein läßt sich sagen, daß die Ausbildung des Empodiums und damit seine Auflage-Funktion weitgehend von der Ausbildung (und Beweglichkeit) der verschiedenen praetarsalen Teile (vor allem der Krallen und Haftlappen) und des Tarsenendgliedes abhängig ist.

Daraus ergeben sich komplexe Zusammenhänge. So ist möglicherweise z.B. bei waagrechtter Ruhestellung der Krallen (s. Abb. 24f+g) - wie sie bei vielen Diptera vorkommt - die Auflage-Funktion des Empodiums weniger wichtig, so daß es schwächer entwickelt sein kann. Denn die Krallen heben in waagrechtter Stellung die Pulvillen bereits ein Stück von der Unterlage ab (vgl. 4.11.3.). Bei etwas weniger stark gestrecktem Praetarsus mit etwas steiler gestellten Krallen kann dann die Auflage des Empodiums wieder eine Rolle spielen. So kommt es allgemein wohl auch sehr auf die jeweilige Stellung des Praetarsus an, inwieweit die Auflage-Funktion eine Bedeutung hat.

4.7.3.2. Abhebe-Funktion

Bereits aus der alten Literatur (vor 1900) ist die Hypothese bekannt, daß das Empodium beim Abhebevorgang der Pulvillen und Krallen von der Unterlage eine Rolle spielen soll.

Im Gegensatz zu TUFFEN-WEST (1862) hält OCKLER (1890: p. 229-231) diese Funktion für zutreffend, wenngleich er einräumt, daß das Empodium nicht allein für das Abheben verantwortlich sei. Seine Argumentation erscheint nicht überzeugend.

Daß dem Empodium wohl **k e i n e** Abhebe-Funktion zukommt, ist aus entsprechenden Beobachtungen von Pulvillen lebender Diptera zu schließen (s. 4.9.4.4.!). Hierfür sprechen vor allem auch folgende Überlegungen:

Das Empodium dürfte zumindest in den meisten Fällen zu schwach sein, um das Abheben der Pulvillen wesentlich zu erleichtern. Dazu wäre in erster Linie nötig, daß das Empodium im Laufe der Streckung ("Entspannung") des Praetarsus nach unten gegen die Unterlage geschlagen würde. Das ist aber nicht möglich, da es als Fortsatz der Streckplatte ebenso wie diese durch den Sehnenzug im wesentlichen nur in horizontaler, nicht in vertikaler Richtung bewegt wird. Außerdem wird bei der Streckung des Praetarsus keineswegs genügend Kraft dafür entwickelt.

Nur von der Stellung des Empodiums her gesehen, wäre eine Abhebe-Funktion denkbar; denn es steht normalerweise tiefer

als nicht haftende und höher als haftende Pulvillen (s. p. 55). Das liegt aber natürlich an der Vertikalbewegung der Pulvillen (und nicht des Empodiums).

4.7.3.3. Sinnesfunktion

OCKLER (1890: p. 230) gibt neben der Abhebe-Funktion für das Empodium Tastfunktion an. Diese kann man mit Sicherheit ausschließen; denn das Empodium ist ja lediglich ein rein kutikularer Fortsatz eines Sklerits (der Streckplatte) und trägt keine Sensillen.

4.7.3.4. Trennfunktion

Die laterale Abflachung des Empodiums läßt die Idee nahe-liegend erscheinen, daß das Empodium für die Trennung der beiden Pulvillen voneinander dienen könnte. Das würde bedeuten, daß ein gegenseitiger Kontakt der Innenseiten der Pulvillen mit ihren Hafttrichomen vermieden werden soll.

Die Trennwirkung würde wohl vor allem dadurch erreicht, daß das Empodium ventral wie ein Keil zwischen den Basen der beweglichen Pulvillen steht und ihre Auslenkung zur Mitte einschränkt.

Möglicherweise spielt diese Trennung auch nur für bestimmte Stellungen des Praetarsus eine Rolle, eben dort, wo die Pulvillen nahe nebeneinander zu liegen kommen.

Für die Trennfunktion spricht, daß bei Praetarsen mit schwach entwickeltem Empodium die Pulvillen weit auseinander stehen: s. Abb. 59a, 62, 63a, M119, 74a, M124, 79a .

Außerdem stehen " anstelle des Empodiums " oft 2 lange "trennende" Borsten ventral am distalen Tarsalrand.

Nun können diese beiden Argumente aber auch für die Auflage-Funktion sprechen (s. p. 57-59).

Vermutlich ist eine Trennung der Pulvillen voneinander - wenn überhaupt - nur von geringer Bedeutung. Das gleiche gilt dann folglich für die Trennfunktion des Empodiums.

4.7.3.5. Haftfunktion

Bei Empodien mit längeren Trichomen (s. Abb. 37, M90, 41-43, 70-72, M120, 87, 88) könnte eine Haftung auf der Unterlage - vielleicht bei bestimmten Stellungen des Praetarsus - eine gewisse, meist wohl nur geringe Bedeutung haben.

Z u s a m m e n f a s s u n g der hypothetischen funktionellen Bedeutung des Empodiums :

Eine primäre Funktion des Empodiums besteht in der terminalen Verlängerung der Streckplatte durch die Basis des Empodiums, an der die verbindenden Membranen der Krallenbasen ansetzen. Der lange freie distale Abschnitt des elastischen und vor allem in vertikaler Richtung stabilen Empodiums dient wahrscheinlich hauptsächlich zur Auflage auf der Unterlage bei in Ruhestellung befindlichem Praetarsus, so daß die ventrale Haftfläche der Pulvillen weniger mit der Unterlage in Berührung kommt.

4.8. Der mittlere Haftlappen

(A r o l i u m u n d M e d i o l o b u s)

s. Abb. 27-31, M61+62, M64, M65+66, M68; M71-73, 33-35, 38-40, 45-48, M75-77, M103-105, M107, 50-58, 92a-c .

= medianer Haftlappen

englisch: = median adhesive pad .

4.8.1. Begriffliche Abgrenzung

Die allgemeine Bezeichnung " mittlerer Haftlappen " kann innerhalb der Mecopteroidea sowohl für das ventral glatte A r o l i u m (Ar in Abb. 27-31; Definition s. KÉLER 1955) der Mecoptera und Tipulomorpha als auch für den mittleren Haftlappen der Homoeodactyla sowie der Bibionomorpha und anderer Nematocera verwendet werden (s. Tab. 2, 5.4. und Abb. 7) .

Letzterer wird allgemein in der Literatur inkorrekt als Empodium bezeichnet (s. p. 358). DE MEIJERE (1901: p. 436) nennt ihn "Sohlenläppchen" ("Lobulus plantaris"). Da in der Literatur dafür sonst keine weitere Bezeichnung zu finden ist, sei der neue Name " M e d i o l o b u s " (ML) eingeführt. Dieser Haftlappen ist ventral ebenso wie die Pulvillen der Diptera dicht mit Hafttrichomen besetzt (s. Abb. 7c+d, 40b, 45-48, 50-55 und 4.9.1.), während das

Arolium auf der Unterseite glatt ist, also keinen Trichombesatz aufweist, wie etwa auch die beiden Haftlappen der Heteroptera (s. KARPELES 1982, KESTLER 1982; OCKLER 1890: p. 253). Das Arolium ist außerdem an seiner Basis in der Regel durch ein bogenförmiges Sklerit, das Camerasklerit (Cm), versteift, während der Mediolobus kein inneres Sklerit, sondern nur feinere sklerotisierte Strukturen an der dorsalen Oberfläche besitzt (ähnlich wie die Pulvillen, s. 4.9.2.1.).

Wegen ihrer unterschiedlichen Beschaffenheit sind diese beiden Typen von mittleren Haftlappen wohl nicht als zueinander homolog zu betrachten (s. 7.6.2.3.). Aber man kann wohl davon ausgehen, daß die Arolien der Mecoptera und Tipulomorpha mit denen anderer Insektengruppen (z.B. Hymenoptera, Lepidoptera, Orthoptera) homolog sind (s. 7.6.1. und HOLWAY 1935: p. 3).

4.8.2. Membranöse Verbindung zur Streckplatte (Strecksohle)

Da der mittlere Haftlappen ventral in gleicher Höhe wie die Streckplatte liegt, setzt sich seine ventrale Fläche proximal d i r e k t (geradlinig) in membranöse Kutikula fort, die median an der Endkante (und am dorsalen Endrand) der flachen (!) Streckplatte ansetzt: s. Abb. 7e .

Diese membranöse Oberfläche zwischen Streckplatte und mittlerem Haftlappen wird in der alten Literatur (um 1900) als *Strecksohle* (OCKLER 1890) in adäquater Weise bezeichnet: Me in Abb. 27b+d+h, 29a+e, M62 . In der angloamerikanischen Literatur heißt sie "plantar area" (CRAMPTON 1942: p. 65). Sie ist im allgemeinen dicht mit Mikrotrichien besetzt.

Bei den meisten Insektengruppen mit Arolium (vgl. HOLWAY 1935: Abb. 1-26) liegt in diesem Bereich nahe der Streckplatte direkt unter dieser ventralen Oberfläche ein meist längliches und bisweilen leicht bogenförmiges Quersklerit, das Plantasklerit: Pl in Abb. 27; s. p. 169 . Die in der Literatur gebrauchte Bezeichnung "Planta" ist zu unspezifisch; denn sie wird von SNODGRASS, CRAMPTON und Mac GILLIVRAY im Sinne von "Fußsohle" gebraucht (HOLWAY 1935: p. 4). Das Plantasklerit dehnt sich etwas nach dorsal aus (hat also eine gewisse Höhe). Es ist als Stützelement in den sonst weichen Kutikula-Bereich eingelagert.

Der mittlere Haftlappen hat an der Basis eine gewisse Dicke (Höhe; s. Abb. 7a, 53b, 58c; vgl. p. 221), die in apicaler Richtung im allgemeinen $\frac{+}{-}$ stark und kontinuierlich abnimmt. Seine dorsale Basis ist in membranöse Kutikula im Bereich der Krallenbasen eingefügt: s. Abb. 7b. Durch Zug an der Krallensehne wird aber nur die mit der Streckplatte

verbundene Ventralfläche des Haftlappens nach proximal gezogen, so daß der Haftlappen automatisch nach unten geschlagen und an die Unterlage angedrückt wird.

Dasselbe Prinzip gilt wohl für die Bewegung der beiden Pulvillen: Auch hier darf die verbindende Membran nur *v e n t r a l* an der Haftlappen-Basis ansetzen, damit der Pulvillus beim Sehnenzug nach unten bewegt werden kann (s. p. 77).

4.9. Die P u l v i l l e n (P)

s. Abb. 4, 6, 8, 12-15, 36, 41-43, 45-47, 50-59, 62-68, 70-91, 92c+d .

= Pulvilli

= seitliche (= laterale) Haftlappen

= "Seitenläppchen" = "Lobuli laterales"

(DE MEIJERE 1901: p. 423) .

Die Pulvillen sind paarige (in aller Regel lappenförmige) praetarsale Haftlappen.

Sie sind bei männlichen und weiblichen Diptera meistens gleich ausgebildet, nur bei wenigen Arten tragen die ♂ an einem oder mehr Beinpaaren größere Pulvillen als die ♀♀ .

Von einigen seltenen Ausnahmen abgesehen, sind die beiden Pulvillen desselben Praetarsus genau gleich entwickelt. Sie verhalten sich wie Bild und Spiegelbild zueinander.

Ihre Größe nimmt von den Vorder- zu den Hinterbeinen im allgemeinen geringfügig zu (s. BAUCHHENS 1979: p. 6). Bei manchen Arten allerdings sind die Pulvillen der Vordertarsen am größten.

Unterschiede bei verschiedenen Arten ergeben sich in der Form der Pulvillen und im Verhältnis der Größen von Pulvillen, Krallen und Tarsenendglied: s. BAUCHHENS 1979: p. 10 .

Der innere Bau eines Pulvillus wird von BAUCHHENS (1979: p. 10 ff.) am Beispiel von Calliphora (Brachycera / Calliphoridae) beschrieben.

Der äußere Bau ist bei allen Diptera prinzipiell der gleiche: Der Pulvillus besteht aus einem basalen Sklerit, dem Pulvillus-Sklerit, und dem übrigen wenig sklerotisierten (weichen) Pulvillus-Teil, der die ventrale Haftfläche bildet. Dieser Teil soll daher kurz als Haftpulvillus bezeichnet werden.

Beide Begriffe sind neu, also bisher nicht aus der Literatur bekannt.

4.9.1. Die Unterseite des Haftpulvillus

Die Ventralfläche des Haftpulvillus ("Haftsohle" bei OCKLER 1890) dient zur Auflage und Haftung auf der Unterlage (s. 4.9.4.) und ist bei Diptera meist dicht mit zahlreichen Hafttrichomen besetzt (s. z.B. Abb. 4b, 24c). Dadurch erinnert ein Pulvillus ventral gesehen an ein "kleines Kissen", das in lateinischer Sprache "Pulvillus" heißt.

H a f t t r i c h o m e (s. Abb. 9-11) sind in der Regel apical spatelartig erweitert und können daher auch als "geknöpfte" Trichome bezeichnet werden.

Sie sind leicht s-förmig geschwungen und damit elastisch, so daß sie Unebenheiten der Unterlage bis zu einem gewissen Grade ausgleichen können. Am Ende sind sie hakenartig gekrümmt. Die der Unterlage zugekehrten Seiten der Haken bilden die Auflage- und Adhäsionsstellen der Pulvillen.

(HASENFUSS 1977: p. 54).

Jedes Hafttrichom gliedert sich in 3 Regionen: Eine erweiterte Basis, einen langen dünnen Schaft sowie eine spatelförmige Endplatte ("Sohle"), die gegen den Schaft um etwa 60° nach vorne gebogen ist und deren Form bei verschiedenen Arten unterschiedlich sein kann. - Die Hafttrichome sind in Querreihen angeordnet (s. Abb. 9). Die Trichombasen sind seitlich verbreitert und mit den benachbarten Basen zu Querreihen verwachsen. Die Trichome der einzelnen Reihen stehen jeweils auf Lücke mit denen der vorhergehenden und folgenden Reihe.

(BAUCHHENß 1979: p. 8).

Diese Reihenanzordnung gibt auch schon OCKLER (1890: p. 251) in seiner Beschreibung der Hafttrichome neben einigen anderen Eigenschaften an: " hell durchscheinend, flach gedrückt und äusserst biegsam ... im Innern hohl, haben jedoch keine Ausmündung, anscheinend aber im verbreiterten Endtheil ein kleines Lumen " .

Näheres über den Bau sowie den Anlege- und Abhebevorgang der Hafttrichome findet sich bei BAUCHHENß (1979: p. 50-52).

Diese Arbeit bringt auch ausführliche Untersuchungen über die Kutikula der Pulvillen. Daraus ist zu entnehmen, daß der Zentralraum der Hafttrichome unter Umständen als Porenkanal interpretiert werden kann.

Ein dichter Besatz von Hafttrichomen auf der Unterseite von Haftlappen kommt innerhalb der Diptera bei fast allen Gruppen mit größeren Haftlappen außer Tipulomorpha vor und hat sich somit offenbar in der Evolution ausgezeichnet bewährt. Dafür ist wohl vor allem der erste der folgenden beiden Vorteile der Trichom-Kissen verantwortlich:

1) Die Haftlappen-Unterseite ist flexibel und kann sich an Unebenheiten der Unterlage gut anlegen. Jedes einzelne Trichom kann in kleinste Vertiefungen "eindringen" und dort durch Adhäsion haften (vgl. NACHTIGALL 1974: p. 158). Außerdem können ungerade Stellungen des Tarsus etwas ausgeglichen werden.

Schon SIMMERMACHER (1884: p. 540, 544) hat diese Bedeutung der Ventralfläche der Haftlappen erkannt, indem er von

Elastizität derselben spricht. Allerdings meinte er, daß dadurch das *s c h n e l l e* Laufen an glatten Flächen ermöglicht würde. Das kann aber wohl nicht zutreffen, da ja etwa Hymenoptera oder Heteroptera mit unterseits glatten Haftlappen ebenfalls schnell auf Glas laufen können.

2) Bei der Haftung geht vermutlich weniger Lipid verloren als bei glatter Haftfläche, da die kissenartige Unterseite beim Loslösen des Haftlappens von der Unterlage wahrscheinlich bis zu einem gewissen Grade kapillar Lipid aufsaugt und damit ähnlich wie ein Schwamm wirkt.

4.9.2. Die Oberseite des Haftpulvillus

vgl. OCKLER (1890: p. 250); s. 7.4. !

4.9.2.1. Die Längsrippen (Rp)

Die dorsale Oberfläche des Haftpulvillus - und auch der meisten mittleren Haftlappen - ist im allgemeinen durch $\pm$ starke Sklerotisierungselemente versteift. Diese können sehr unterschiedlich gestaltet sein: s. Abb. 2, 3a, 7a+b, 8a+b, 13-15, 25e-h, 46c, 51-56, 58, 59, 63c, 66, 70b, 72b, 76-78, 80, 81, 83, 85b, 87-91. Meistens sind es $\pm$ lange und dünne Versteifungsleisten (Skleritstreifen), die sogenannten *L ä n g s r i p p e n* (s. Abb. 2, 13-15, 25e-h, 46c, 47c, 63c, 76-78, 83, 87-91), die sich durch dunklere

Braunfärbung von der übrigen Pulvillus-Oberfläche abheben. Die Stärke der Sklerotisierung der dorsalen Oberfläche des Haftpulvillus nimmt allgemein von der Basis zur Spitze bzw. Peripherie ab. Es gilt hier das gleiche Prinzip wie bei anderen Skelettelementen (z.B. Fischgräten; Schwimmhäute): Die dazwischen liegenden Bereiche sind weich und biegsam, so daß für den Haftlappen genügend Flexibilität erhalten bleibt (s. auch DAHL 1884: p. 177).

Die Längsrippen (vgl. BAUCHENB 1979: p. 8) verlaufen ⁺ eng und parallel nebeneinander und divergieren meistens in peripherer Richtung, wobei sie zunehmend heller, feiner und flacher werden.

Nicht selten läßt sich bei der Oberseite des Haftpulvillus eine zentrale und eine periphere Zone ⁺ deutlich unterscheiden: s. Abb. 13, 25f, 46c, 53, 54, 66, 70b, 85b, 89b.

Die ⁺ breite zentrale Zone, die sich basal direkt an den dorsalen Rand des Pulvillus-Sklerits ansetzt, ist etwas sklerotisiert und trägt die Längsrippen, so daß sie dem Pulvillus Stabilität verleiht. Sie ist etwas erhaben und flacht sich in apicaler Richtung meist kontinuierlich ab.

Die periphere Zone (= Randzone, Saumbereich) bildet einen flachen Saum um den Pulvillus herum und ist kaum sklerotisiert, sehr weich und biegsam. Sie kann daher auch als Biegezone bezeichnet werden. Sie rollt sich bei luftgetrockneten Fliegen bisweilen ⁺ stark nach oben ein (s. Abb. 7a, 4a+e, 17, 18, 24a+b, 25b+d, 89c, 90d+f, 91a), so daß die

Pulvillen (vor allem ventral gesehen) schmaler erscheinen als sie sind. Die Längsrippen sind in der Randzone hell transparent und sehr schwach, in der zentralen Zone dagegen dunkelbraun und $\pm$ kräftig.

4.9.2.2. Die Längsrillen (Ri) und die Theorie der oberflächlichen Lipidleitung (s. 1.)

Da die Längsrippen auf der Oberfläche (eng nebeneinander) verlaufen, liegen dazwischen entsprechende Vertiefungen, die **L ä n g s r i l l e n** (vgl. HASENFUSS 1977: p. 54) .

In diesem Rillensystem wird nach HASENFUSS (1977, 1978) das Adhäsionssekret (Lipid) auf der Dorsalseite von der Basis zur Peripherie der Haftlappen "transportiert" und gelangt von dort zu den Haftstellen auf der Unterseite der Haftlappen. Da das Adhäsionssekret einen sehr dünnen Lipidfilm auf der Oberfläche der Insektenkutikula bildet, kann es sich - wie ein Tropfen Flüssigkeit (mit entsprechenden Eigenschaften) auf einem Objektträger - durch Spreitung ausbreiten. Diese ist aber ungerichtet und nicht an bestimmte Oberflächenstrukturen gebunden, so daß sie genauso auch auf glatter Kutikula funktioniert. Daher ist die Bedeutung solcher Rillensysteme dadurch allein noch keineswegs erklärt. Sie liegt wohl vielmehr darin, daß die Rillen

- 1) durch ihre Vertiefung verstärkt Lipid aufnehmen können und
- 2) das Lipid entsprechend ihrem Verlauf in die geeignete Richtung leiten können, d.h. zum Ort des größten Lipid-Verbrauchs, also zum apicalen Randbereich des Haftlappens.

Diese Rillen können mit Bächen oder Wasserrillen verglichen werden. Der wesentliche Unterschied dazu besteht nur in der viel kleineren Dimension: Zum Flüssigkeitstransport ist hier deshalb kein Gefälle nötig, sondern er funktioniert durch Adhäsion und damit durch Spreitung des dünnen Lipidfilms auf der Oberfläche. Die Schwerkraft fällt dabei gegenüber den Adhäsionskräften nicht ins Gewicht.

Bei Lipid-Verlust nach Haftung der Unterseite der Pulvillen fließt das Lipid wohl einfach auf der dorsalen Oberfläche von proximal nach distal kontinuierlich nach, da der Lipidfilm durch Kohäsionskräfte zusammenhält.

Die Haftung, die Adhäsion, wird bedingt durch die Kapillarität, d.h. durch Molekularkräfte zwischen festen Körpern (Haftpolster, Glas) und einer Flüssigkeit (Lipid).

(HENNING 1974: p. 330).

BAUCHHENß (1979) vertritt eine ganz andere Anschauung über Herkunft und Transportweg des Adhäsionslipids und setzt sich auch sehr kritisch mit der hier dargestellten Theorie von HASENFUSS (1977) auseinander. BAUCHHENß bringt in erster Linie einige Argumente, die gegen den Lipidtransport auf der Haftlappen-Oberfläche sprechen könnten, wenn man dabei nicht berücksichtigt, daß dieser "Transport" durch Lipid-Spreitung und daher mit hoher Geschwindigkeit abläuft.

4.9.2.3. Andere Oberflächenstrukturen

Bei manchen Arten treten anstelle von Längsrippen oder zusätzlich dazu dachziegel- oder zäpfchenartige Oberflächenstrukturen auf (s. Abb. 3a, 7a+b, 51-56, 58). Auch diese sind vor allem an der Haftlappen-Basis stärker sklerotisiert und dienen als Stützelemente des sonst weichen Haftlappens. Außerdem wird dadurch - ebenso wie bei einer körnigen Haftlappen-Oberfläche (s. Abb. 63c, 66, 71, 76b, 78d, 81, 87) - eine Oberflächenvergrößerung erzielt. In den entsprechenden Vertiefungen kann sich wie in den Rillensystemen verstärkt Lipid ansammeln, so daß die Haftlappen-Oberfläche auch ein gewisses Lipid-Reservoir darstellt. Daraus kann nach Lipid-Verlust auf der Unterseite unverzüglich Lipid nachfließen.

Ferner ist die Dorsalseite der Haftlappen oft mit ⁺ kurzen einfachen (ungeknöpften) *Trichomen* besetzt (s. Abb. 7b, 13-15, 45b, 51-56, 58, 59, 63c, 76b, 80, 81, 83d). Sie dienen wohl als Berührungsschutz, also als Schutz vor Verschmutzung (vgl. p. 29) .

Damit wird auch eine Einschränkung des Lipid-Verlustes erreicht; denn an den Trichomen bleiben leicht Schmutzpartikel hängen. Diese berühren so nur einen geringeren Teil der oberflächlichen Lipidschicht, da sie nur mit einem kleinen Teil ihrer Oberfläche haften. Dadurch sind sie von der Fliege auch leichter durch Putzen zu entfernen. Außerdem ist der Lipidfilm auf diesen Trichomen wohl dünner als auf der Haftlappen-Oberfläche mit ihren Vertiefungen.

4.9.3. Das Pulvillus-Sklerit (PS)

s. Abb. 2, 4, 5, 7e, 8a, 12-15, 18, 24e+g, 25, 26c,
46d+e, 47, 55a, 57-61, 65-68, 70, 72, 74-80, 82, 83,
87, 89-91, 92c+d .

vgl. OCKLER (1890: p. 249-250) .

Englische Übersetzung: = pulvillus sclerite .

= Basipulvillus (CRAMPTON 1923, s. HOLWAY 1935: p. 3)

= Proximalsklerit (BAUCHHENB 1979)

= "Pulvillusstiel"

= "Stützplatte" des Pulvillus (OCKLER 1890) .

4.9.3.1. Definition und Beschaffenheit

Das Pulvillus-Sklerit bildet die peripher sklerotisierte
verjüngte Basis des Pulvillus und ist vom Haftpulvillus ⁺
deutlich abgesetzt.

Es ist sehr wahrscheinlich homolog zum Basungualsklerit
(s. 4.10.1., 7.6.3.). Da diese Homologie aber noch nicht
ganz sicher und in allen Fällen nachgewiesen ist, wird hier
- im Gegensatz zur Literatur - nicht dieselbe Bezeichnung
verwendet.

Größe, Form und Lage des Pulvillus-Sklerits können sehr unterschiedlich sein: s. Abb. 12-15, 46, 47, 59, 60, 61, 65-68, 70, 72, 74-78, 80, 82a, 83, 87, 89-91 .

Bei manchen Arten ist es zum größten Teil von ventral, bei anderen mehr von dorsal oder lateral sichtbar.

An der Oberfläche ist es im allgemeinen zumindest teilweise mit $\pm$ langen und kräftigen einfachen Trichomen dicht besetzt, trägt aber niemals Hafttrichome. Ventral ist der Übergang zum Haftpulvillus dadurch kontinuierlich, daß die Trichome an dessen äußerster Basis (bzw. am Rande des Pulvillus-Sklerits) apical nur schwach verdickt und relativ kurz sind (s. Abb. 10a).

Proximal biegt das Pulvillus-Sklerit meist in $\pm$ flachem Bogen nach innen ab, verschmälert sich und läuft in einen $\pm$ hörnchenartigen "Stiel" aus: s. Abb. 2, 5a+b, 12-15 . Dessen Oberfläche ist zum großen Teil glatt und frei von Trichomen; denn das Pulvillus-Sklerit ist ja basal beweglich eingelenkt, so daß dort besondere Oberflächenstrukturen für die Beweglichkeit nur hinderlich wären.

Der querliegende, nach innen ragende "Stiel" ermöglicht eine *mediale* Insertion der Pulvillen, etwa an der Basis des Krallenhöckers (s. Abb. 1c, 2, 3b, 58, 78, 89b, 92c+d). Aus räumlichen Gründen ist daher eine solche schmale Pulvillus-Basis sinnvoll. Möglicherweise haben der Krallenhöcker und / oder dessen proximale Skleritleisten (CL in Abb. 1-3) eine Bedeutung für die basale Einlenkung und Befestigung des Pulvillus-Sklerits (s. auch OCKLER 1890: p. 236 und DE MEIJERE 1901: p. 450) .

4.9.3.2. Funktionelle Bedeutung (Bewegungsweise des Pulvillus)

Die Bedeutung des Pulvillus-Sklerits liegt in der Stabilisierung der Pulvillus-Basis. Es dient wohl in erster Linie als stabile Ansatzstelle für die verbindenden Membranen.

Denn bereits OCKLER (1890: p. 249) hatte erkannt:
 " Die Haftläppchen sind ... auf der Innenseite mit dem Grunde der Krallen, auf der Aussenseite dagegen mit der abschließenden Haut verbunden. "

Das breite distale Membranband (Me1), das Krallen und Pulvillus an der Basis verbindet, inseriert dorsolateral im Innenwinkel des Pulvillus-Sklerits: s. Abb. 5b, 8b, 12-15, 17c, 18, 25h; s. 4.11.3. . Diese Membran ist bei manchen Arten an der dorsalen Oberfläche blasenartig vorgewölbt (s. Abb. 18, 78, 90d), was wahrscheinlich dem entspannten Zustand entspricht.

Das längliche proximale Membranband (Me2; s. Abb. 4, 5, 12-15, 25h), welches Pulvillus und Streckplatte verbindet, inseriert distal ziemlich weit ventral an der proximalen Seite des querliegenden Stieles des Pulvillus-Sklerits. Proximal setzt diese Membran dorsal an der Lateralkante der Streckplatte an.

Demnach dürfte beim Zug an der Sehne das Pulvillus-Sklerit in der Längsachse seines querliegenden Stieles gedreht (gekippt) werden, wobei der Pulvillus wohl auch etwas in das

Tarsenendglied hineingezogen wird. Da das proximale Membranband (Me2) ventral am Pulvillus-Sklerit ansetzt, hat diese Drehung zur Folge, daß der Pulvillus nach unten geschlagen wird. Voraussetzung dafür ist wohl, daß das Pulvillus-Sklerit an seiner dorsalen Basis befestigt ist; es ist dort offenbar mit der Basis des Krallenhöckers (s. Abb. 1-3) über Membran verbunden.

Bei manchen Arten - vielleicht bei der Mehrzahl der Diptera mit Pulvillen (?) - ist der Stiel des Pulvillus-Sklerits basal in 2 querliegende Fortsätze (Vorsprünge) aufgespalten, einen ventralen und einen dorsalen Fortsatz: s. Abb. 3b, 8a und OCKLER (1890: Abb. 63).

Wie Abb. 7e zeigt, liegt bei *Tabanus bovinus* der querliegende ventrale Fortsatz etwa in derselben Ebene wie die Streckplatte. Es ist daher einfach eine kurze und breite direkte membranöse Verbindung dieses Fortsatzes mit der Streckplatte möglich.

OCKLER (1890: p. 250) gibt eine Beschreibung vom Pulvillus-Sklerit (= "Stützplatte"), deren allgemeine Gültigkeit bei Diptera allerdings unsicher ist (vgl. Abb. 8a) :

" An der äusseren (dem Tarsalrand zugekehrten) Seite ist die Stützplatte abgerundet (Fig. 34); an der inneren dagegen mit 2 Vorsprüngen versehen, von denen der obere am Krallengelenkhöcker seitlich hinter den Krallen an besonderen Vorsprüngen oder Vertiefungen mit der Gelenkhaut befestigt ist.

Die abschliessende Haut, welche sich an die Stützplatte ansetzt, lässt nur den unteren kleineren Vorsprung der Stützplatte frei (Fig. 63); dieser legt sich vor den distalen Seitenrand der Streckplatte und wird von dieser bei ihrer Funktion in Bewegung gesetzt. "

Diese Funktionsweise erscheint recht logisch. Allerdings kann der untere Vorsprung wohl nur dann von der Streckplatte bewegt werden, wenn er mit dieser über Membran verbunden ist; bei OCKLER entsteht der Eindruck, als wäre er frei von Membranen. Er ist aber lediglich an anderer Stelle befestigt als der obere Vorsprung. Dieser ist wohl seitlich an der Basis des feststehenden Krallenhöckers über Membranen beweglich eingelenkt. An dieser Stelle wird das Pulvillus-Sklerit wohl einfach gedreht, wenn beim Sehnenzug der untere Vorsprung nach vorne (proximal) gezogen wird. Der Pulvillus wird durch diese Drehung automatisch nach unten geschlagen. Sie ist aber wohl nur dadurch möglich, daß das Pulvillus-Sklerit mit seinem oberen Vorsprung fixiert ist.

Es ist anzunehmen, daß die Bewegung der Pulvillen in dieser Weise funktioniert. Sie entspricht der oben dargelegten Bewegungsweise (s. p. 77, 78), die nur von Pulvillus-Skleriten ohne die 2 Fortsätze ausgeht.

Prinzipiell analog dazu ist die Bewegungsweise der Krallen (s. 4.11.2.), die ebenfalls an 2 Stellen über Membranen befestigt sind: Dorsal am Krallenhöcker, der wiederum den feststehenden Drehpunkt bildet; ventral an der Streckplatte, die den Sehnenzug überträgt.

Eine zusätzliche Funktion des Pulvillus-Sklerits läßt Abb. 25g vermuten: Das weit nach unten reichende Pulvillus-Sklerit kann auf der Unterlage offenbar so aufgesetzt werden, daß es wie eine Art "Ferse" wirkt: vgl. BAUCHHENS (1979: p. 7). Wenn etwa bei bestimmten Bewegungen oder Stellungen des Praetarsus der (erste) Kontakt des Pulvillus mit der Unterlage durch das robuste Pulvillus-Sklerit erfolgt, so hat das den Vorteil, daß der zartere Haftpulvillus (zunächst) geschont wird.

Es ist sogar anzunehmen, daß der Praetarsus in gestreckter Stellung - vorausgesetzt das Tarsenendglied ist der Unterlage angelegt - hauptsächlich mit den beiden Pulvillus-Skleriten aufliegt, während die ventralen Haftflächen der Pulvillen nur locker aufliegen oder etwas von der Unterlage abstehen. Damit ist die gleiche Funktion postuliert wie beim Basungualsklerit (s. 4.10.2.2.) .

Für diese spricht auch der bei Pulvillus-Skleriten konstant auftretende Trichombesatz: Er ermöglicht vermutlich eine gewisse Haftung durch Adhäsion, bildet aber in erster Linie wohl ein elastisches Polster gegenüber der Unterlage. Die gleiche Bedeutung kann auch der ventralen Beborstung des Tarsus zugeschrieben werden (s. 4.2.2.) .

4.9.4. Kontakt der Pulvillen zur Unterlage

4.9.4.1. Bewegung der Pulvillen

Wenn sich die Pulvillen beim Zug an der Krallensehne nach unten bewegen, so berühren sie die Unterlage normalerweise zuerst mit ihrem apicalen Rand und legen sich von da aus mit einem Teil ihrer Unterseite der Unterlage an. Durch die Stärke des Sehnenzuges kann die Fliege bestimmen, wie weit die Pulvillen nach unten geschlagen und wie groß dementsprechend die aufgesetzten Haftflächen werden sollen. Die Stärke der Kontraktion der Praetarsus-Beugermuskeln bestimmt wohl ausschließlich den Druck der Pulvillen auf die Unterlage.

Bei OCKLER (1890: p.235) und DEWITZ (1884) findet sich die Vorstellung, daß durch " das Eindringen von Fußdrüsenflüssigkeit " in die Haftlappen diese " beim Gebrauch strotzend gemacht werden, da sie sonst schlaff herabhängen ".

Solche Beobachtungen konnten nicht gemacht werden; nicht angelegte Pulvillen wirken durchaus nicht schlaff, so als hätten sie geringeren Turgor im Innern. Daher muß die obige Auffassung der alten Literatur als irrtümlich betrachtet werden.

Der Winkel zwischen den Innenrändern der Pulvillen (dorsal gesehen) sei als Pulvillenwinkel bezeichnet (s. Abb. 4c, 24a+f, 25a+c+e). Er vergrößert sich im allgemeinen mit zunehmendem Druck der Pulvillen auf die Unterlage (entsprechend zunehmendem Sehnenzug), allerdings nur in viel geringerem Maße als der Krallenwinkel (s. p. 100).

4.9.4.2. Glatte Unterlage (s. Abb. 7f; s. p. 94, 95)

Die Größe der aufgesetzten Haftfläche der Haftlappen ist von folgenden Faktoren abhängig:

- Körpergewicht der Fliege (s. 7.1.3.1.)
- Größe der gesamten Haftfläche
- Neigung und Beschaffenheit der Unterlage
- Stellung des Tarsus und Praetarsus zur Unterlage .

Auf glatten Flächen setzen selbst kopfunter sitzende Fliegen in der Regel nur einen apicalen Teil der Pulvillen-Fläche auf, der entsprechend der relativen Größe der Haftlappen meistens $1/3$ bis $3/5$ beträgt.

Dabei genügen oft sogar nur 3-4 aufgesetzte Praetarsen, um der Fliege Halt zu verleihen, während sie die übrigen Beine zum Putzen verwenden kann (s. auch BAUCHHENR 1979: p. 4) .

Bei verschiedenen Fliegenarten (z.B. *Tabanus bovinus*: s. Abb. 7f) konnte unter dem Stereomikroskop das Sitzen und Laufen kopfunter an durchsichtigen glatten Plastikflächen beobachtet werden (s. 2.3.). Dabei wird meist nur etwa die apicale Hälfte der Haftlappen der Wand direkt angelegt (angepreßt), indem die dicht stehenden Hafttrichome mit einem zusammenhängenden *L i p i d f i l m* direkten Kontakt zur Wand haben. Dieser dünne, transparente (farblose) Lipidfilm ist dann besser zu erkennen, wenn er ein wenig fließt, also bei geringfügiger Bewegung der Hafttrichome oder des Praetarsus.

Die angelegte Haftfläche kann durch kleine Partikel verschmutzt sein, so daß die Haftwirkung entsprechend herabgesetzt wird. Daher putzt die Fliege ab und zu auch ihre Haftlappen. - Sie kann die Größe der aufgesetzten Haftfläche durch den Winkel verändern, mit dem sie die Tarsenglieder gegen die Unterlage richtet: Je steiler die Tarsen aufgesetzt werden (bei entsprechend steiler Stellung von Femur und Tibia), desto kleiner ist normalerweise die haftende Fläche.

Ferner konnte beobachtet werden, daß sich die Haftlappen an unebene, irgendwie abgewinkelte Stellen der Unterlage (z.B. Kanten, Ränder) oft mit ihrer ganzen Haftfläche anlegen. Sie können sich also durch ihre Flexibilität auch ziemlich stark krümmen.

Auch die Form der aufgesetzten Haftfläche kann je nach Unterlage und Stellung des Tarsus dazu variieren. Bei den großflächigen Pulvillen von *Sarcophaga carnaria* wurde z.B. beobachtet, daß einmal etwa nur die Randzone oder aber ein mittlerer inselartiger Bereich Kontakt mit der Unterlage hatten.

4.9.4.3. Rauhe Unterlage

Auf rauen Flächen ist im allgemeinen ein Aufsetzen der Haftlappen nicht notwendig. Diese liegen dann nur ⁺ locker auf der Unterlage. Dabei kommt es allerdings darauf an, wie stark geneigt und wie rau die Unterlage ist. Wenn sie nicht zu steil und zudem so rau ist, daß die Krallen einhaken können, brauchen die Haftlappen nicht angedrückt zu werden. Es ist aber anzunehmen, daß sie an überhängenden rauen Flächen zur Haftung gebraucht werden.

Z u s a m m e n f a s s e n d läßt sich sagen, daß die Haftlappen - wie auch die Krallen (s. p. 101) - auf weitgehend waagrechtter Unterlage, zumindest wenn diese rauh genug ist, im allgemeinen nicht fest aufgesetzt (angedrückt) werden. Hier genügt die Auflage der Tarsenglieder mit ihrem ventralen Borstenbesatz (vgl. 4.2.2.). Die funktionelle Bedeutung der Haftlappen (und Krallen) wächst also mit zunehmender Neigung der Unterlage.

4.9.4.4. Abhebevorgang

Das Abheben aufgesetzter Haftlappen von der Unterlage kann man sich wohl einfach so vorstellen: Läßt der Zug an der Sehne nach, so vermindert sich entsprechend auch der Druck, mit dem die Haftlappen an die Unterlage angepreßt werden. Dann können sie leicht durch Anheben und Abziehen des Tarsus in proximale Richtung von proximal nach distal kontinuierlich abgerollt bzw. abgezogen werden (vgl. BAUCHENB 1979: p. 4, 52). Der apicale Haftlappen-Rand wird also zuletzt abgehoben, genau umgekehrt wie beim Anlegevorgang.

Eine Fliege kann einen Tarsus, solange er aufgesetzt ist, nur in proximaler, nicht in distaler Richtung über die Unterlage bewegen (ziehen). Das liegt an dem distal gerichteten ventralen Borstenbesatz (s. p. 28). Wie Beobachtungen an lebenden Fliegen zeigten, setzen die Fliegen ihre Tarsen und Haftlappen oft weit distal auf und lassen sie dann ein Stück in proximaler Richtung (zum Körper hin) auf der Unterlage entweder entlanggleiten bis zur gewünschten Stellung oder abgleiten, um sie dann weiter distal (bzw. nach Ortsveränderung an anderer Stelle) wieder aufzusetzen.

4.10. Die Basungualsklerite (BS)

s. Abb. 27, 28, 29e, 30d, 32, 33, 35, M32, M64+65+70, M72+73, 92a+b .

Englische Übersetzung: = basungual sclerites .

= Auxilia (MacGILLIVRAY 1923, s. HOLWAY 1935: p. 3)

= Basungues (CRAMPTON 1942)

= "Hilfsplatten" (KÉLER 1955: p. 252) .

Die Bezeichnung "Basungualsklerit" ist neu, also bisher nicht in der Literatur zu finden.

4.10.1. Definition, Vorkommen und Beschaffenheit

Die Basungualsklerite sind paarige Sklerite auf der Ventralseite des Praetarsus zwischen Streckplatte und Krallenbasis.

Aus den Basungualskleriten haben sich im Laufe der Evolution höchstwahrscheinlich die Pulvillus-Sklerite entwickelt (s. 4.9.3.1., 7.6.3.). Daher konnten bei Arten, die Pulvillen und damit Pulvillus-Sklerite besitzen, niemals zusätzlich Basungualsklerite gefunden werden.

Innerhalb bestimmter Diptera-Gruppen (z.B. Bombyliidae) gibt es verschiedene Übergänge zwischen voll entwickelten und fast vollständig reduzierten Pulvillen (s. Tab. 2). Letztere kann man dann im allgemeinen als die von den Pulvillen übrig gebliebenen Pulvillus-Sklerite betrachten. Demgegenüber sind Basungualsklerite als Orimente (Vorstufen) von Pulvillus-Skleriten aufzufassen. In den Fällen, wo es nicht zu entscheiden ist, ob es sich um Orimente oder aber Rudimente von Pulvillen handelt, sei dem neutraleren Begriff "Basungualsklerit" der Vorzug gegeben.

Basungualsklerite kommen bei vielen Insektengruppen vor, z.B. bei Orthoptera, Hymenoptera, Mecoptera: s. HOLWAY (1935). Unter den Diptera sind sie in der Regel bei allen Gruppen vorhanden, die noch keine Pulvillen entwickelt haben: s. Tab. 2 .

Typisch für die Basungualsklerite ist ihr $\frac{1}{2}$ langer und dichter ventraler Trichombesatz. Dabei handelt es sich stets um spitz endende (ungeknöpfte) Trichome.

Die F o r m und Größe der Basungualsklerite kann bei Diptera unterschiedlich sein; oft sind sie länglich oval geformt (s. Abb. 27e+1). Es sind normalerweise flache (dünne), leicht bogenförmig gekrümmte Sklerite, deren trichombesetzte Außenseite an der ventralen und lateralen Oberfläche des

Praetarsus (in membranöse Kutikula eingebettet) liegt. In REM-Aufnahmen sind sie daher im allgemeinen an ihrem meist längeren Trichombesatz erkennbar: s. Abb. 27b, 28a, 31a, 32, 33, M62, M64-66, M70 .

4.10.2. Funktionelle Bedeutung

4.10.2.1. Stützfunktion

Die Basungualsklerite dienen in ihrer Eigenschaft als Sklerite unter anderem wohl einfach zur Versteifung und Stabilisierung des membranösen Kutikula-Bereiches zwischen Krallenbasen und Streckplatte; sie bilden also Stützelemente in einem sonst kaum sklerotisierten Bereich des Praetarsus.

PEUS (1952) bezeichnet sie als " 'Hilfsplatten', die der Versteifung der Verbindung zwischen den Klauen und dem Unguitractor dienen " (s. auch KÉLER 1955: p. 252).

Hierzu ist zu sagen, daß die Basungualsklerite zur Versteifung wohl dienen, aber vermutlich für die Verbindung zwischen Krallen und Streckplatte keine Bedeutung haben; denn diese erfolgt sehr wahrscheinlich direkt über verbindende Membranen, zwischen die keine Sklerite eingelagert sind, was auch weder notwendig noch sinnvoll erscheint.

Solche Sklerite würden ja auch mehr im Innern des Praetarsus liegen und nicht wie die Basungualsklerite an der Peripherie. Außerdem wäre die Bedeutung ihres Trichombesatzes wohl nicht zu erklären.

Diese beiden Aspekte finden ihre Erklärung in den weiteren mutmaßlichen Funktionen der Basungualsklerite :

4.10.2.2. Schutz- und Auflage-Funktion

Die Basungualsklerite bilden lateral und ventral am Praetarsus einen härteren und robusteren Oberflächenbereich und leisten somit einen gewissen mechanischen Schutz.

Vielleicht haben sie auch eine Bedeutung in Zusammenhang mit den Krallenbasen, an denen sie oft bogenförmig entlanglaufen.

Wahrscheinlich werden sie in bestimmten Stellungen des Tarsus und Praetarsus auf der Unterlage aufgelegt. Dafür spricht jedenfalls ihre Sklerotisierung und periphere Lage sowie ihr Trichombesatz, der als elastisches Polster wirken kann. Die gleiche Funktion konnte für das Pulvillus-Sklerit (s. p. 80) und das Empodium (s. 4.7.3.1.) postuliert werden. Es ist anzunehmen, daß der Praetarsus mit solchen Teilen zuerst mit der Unterlage in Berührung kommt. Darauf deutet neben der ventralen Lage die oft etwas herausragende Stellung

von Basungualskleriten, Pulvillus-Skleriten und Empodium hin (s. Abb. 4c, 6a, 24g, 25, 27b, 32, 33). Damit werden empfindlichere Teile (z.B. Membranen) geschützt. Möglicherweise wird dadurch auch die Streckplatte vor direktem Kontakt mit der Unterlage bewahrt, so daß sie reibungsloser bewegt werden kann.

Bei den *L e p i d o p t e r a* (s. ZIEGMANN 1983), die in der Regel ein unpaares Arolium besitzen, sind die beiden Basungualsklerite im allgemeinen sehr groß ausgebildet und apical mit langen fransenartigen Trichomen besetzt. Diese Basungualsklerite sind meist flach schalenförmig und ihre sich verjüngenden Enden konvergieren ventral in der Mitte unmittelbar unterhalb der Basis des Aroliums. So umgeben sie in Ruhestellung des Praetarsus diesen lateral und ventral wie ein Körbchen und bilden damit einen mechanischen Schutz. Vor allem aber dürfte durch ihre aufliegenden Enden das Arolium mit seiner Basis von der Unterlage abgehoben sein, so daß seine ventrale Haftfläche geschont wird. Beim Zug an der Krallensehne werden sich die Basungualsklerite auseinanderbiegen und das Arolium kann zwischen ihnen hindurch nach unten geschlagen werden.

Eine ähnliche Wirkungsweise ist auch bei größer entwickelten Basungualskleriten von Diptera und bei der Gattung *Panorpa* denkbar.

4.11. Die Krallen (K)

s. Abb. 7a, 8b, 14, 16-18, 19-91 .

vgl. 7.2. und OCKLER (1890: p. 224-226) .

= Klauen; = Ungues;

englisch: = claws .

4.11.1. Bau und Stellung

Die Krallen sind stark sklerotisierte, hohle Kutikula-Bildungen vielzelligen Ursprungs am Praetarsus.

(SEIFERT 1975) .

Sie sind bei Insekten meist, bei Diptera stets paarig und dienen zum Festklammern (Festhaken) auf entsprechend beschaffener Unterlage.

Angaben über das primäre und sekundäre Auftreten von nur einer Kralle am Tarsus von Insekten finden sich bei KÉLER (1955: p. 306).

An der Spitze sind die Krallen im allgemeinen besonders stark (kompakt) sklerotisiert und dunkel (schwarzbraun). Ihre Oberfläche weist apical häufig ⁺ deutliche Längsrillen auf (s. Abb. 19) und ist oft zum großen Teil dicht mit Trichomen besetzt, die wohl zum Schutz vor Berührung, Verschmutzung und Lipidverlust dienen.

Krallen zeigen stets eine $\pm$ starke Krümmung nach ventral, die sich im allgemeinen hauptsächlich auf den apicalen Krallenbereich beschränkt, so daß die Kralle einen Haken bildet (vgl. OCKLER 1890).

Bei Diptera sind die Krallen vorwiegend einfach, sehr selten gabelig gespalten, gesägt oder gezähnt (s. Abb. 29, 30, 32, 37, M90+88, 87).

Die beiden Krallen eines Tarsus sind normalerweise in Größe und Form gleich. Nur selten ist die außen stehende Kralle größer entwickelt. Auch zwischen den Krallen von Vorder-, Mittel- und Hintertarsus besteht in der Regel kein oder nur ein minimaler Unterschied. Ausnahmen davon gibt es vor allem bei den Chironomidae und Culicidae (s. Abb. M90, M91, M88+89; vgl. 7.2.1.).

Die beiden Krallen eines Praetarsus stehen in einem bestimmten Winkel zueinander, der vom Tier verändert werden kann (s. Abb. 25a+c+e, 26a+b). Dieser Innenwinkel sei in dorsaler Ansicht einfach als K r a l l e n w i n k e l bezeichnet: W_k in Abb. 25c. Dabei sollen als "Schenkel" des Winkels die in die Papierebene projizierten imaginären Mittelachsen der Basishälften der Krallen gelten.

Eine Kralle ist nicht achsensymmetrisch gebaut: Man kann stets eine Außenseite (AS) und eine Innenseite (IS) unterscheiden: s. Abb. 16, 19, 25f.

Krallen sind zumindest im basalen Abschnitt normalerweise höher als breit (s. Abb. 16-18); ihre beiden Seiten (AS, IS) sind also jeweils breiter als ihre Dorsal- bzw. Ventralseite (DS, VS). So kann man 2 prinzipielle Krallenstellungen unterscheiden:

- senkrecht stehende Krallen: s. Abb. 7a, 17b, 18, 24a+e, 25e, 26 : Dorsalseite von oben (dorsal) sichtbar; Krallenspitze in Richtung Unterlage;
- waagrecht stehende (liegende) Krallen: s. Abb. 24f+g, 25a+c, 17a : Innenseite von oben (dorsal) sichtbar; Krallenspitze parallel zur Unterlage .

Bei entspanntem, also nicht an die Unterlage angedrücktem Praetarsus befinden sich die Krallen in R u h e - s t e l l u n g. Bei Diptera kommen offenbar 2 Typen von Ruhestellungen der Krallen vor, zwischen denen es wohl auch verschiedene Übergänge gibt:

1) Die Krallen stehen $\pm$ senkrecht und ihr Winkel zueinander ist (dorsal gesehen; s. Abb. 25c) sehr viel kleiner als 180° : s. Abb. 25e, 27f, 30b, 32 . Die Krallenspitzen stehen zwar in Richtung zur Unterlage, sind aber von dieser $\pm$ abgehoben oder berühren sie nur locker, ohne richtig einzuhaken. Diese Stellung dürfte vor allem bei Praetarsen mit nur einem (oder gar keinem) Haftlappen vorkommen; denn, wenn keine oder nur schwach entwickelte Pulvillen vorhanden

sind, ist zu beiden Seiten des mittleren Haftlappens für die Krallen mit ihren $\frac{1}{2}$ hohen Basen mehr Platz.

2) Die Krallen stehen (liegen) weitgehend waagrecht, so daß ihre Innenseiten (IS) nach oben gekehrt sind, und bilden einen Krallenwinkel (W_k in Abb. 25c) von ca. 150° bis 180° : s. Abb. 17a, 24f+g. Dabei sind die Krallenspitzen weit von der Unterlage abgehoben und liegen kaum niedriger als die Basen. - Diese Stellung scheint bei der Mehrzahl der Fliegen vorzukommen.

Der Vorteil liegt wohl darin, daß die Krallen die Pulvillen nicht behindern; denn die Pulvillen sind in Ruhestellung nicht nach unten geschlagen, sondern liegen etwa parallel zur Unterlage, so daß es günstig ist, wenn die hohen Krallenbasen nicht senkrecht stehen, sondern etwas schräg bis waagrecht liegen.

4.11.2. Bewegungsweise

Durch Zug an der Krallensehne werden die Krallen in Aktionsstellung gebracht:

Bei Ruhestellung 1 werden sie zur Seite bewegt, so daß sich ihr Innenwinkel maximal bis ca. 180° erweitert:

Abb. 25e $\rightarrow$ 26a.

Bei Ruhestellung 2 werden sie aufrecht (senkrecht) gestellt, so daß ihre schmale Dorsalseite (DS) von oben

sichtbar wird und die gleiche Stellung wie bei Typ 1 entsteht:
Abb. 24f → 24a .

In beiden Fällen sind also die Krallenspitzen bei angezogener Sehne etwa senkrecht nach unten gerichtet und können so in eine geeignete Unterlage einhaken, zumal die Krallen dabei im allgemeinen auch (etwas) nach unten gezogen sind.

Die Krallen können bei starkem Zug an der Sehne oft auch über diese Vertikalstellung hinaus bewegt (bzw. gekippt) werden, so daß sich ihre Spitzen nach rückwärts richten (s. Abb. 7f, 26a). Wie an lebenden Fliegen beobachtet werden konnte, wird dieser Effekt durch harte, glatte Unterlage verstärkt, indem bei zunehmend stärker angedrückten Haftlappen die tiefer herabreichenden Krallenspitzen bei Berührung mit der Unterlage weiter nach rückwärts gedreht werden bis sie schließlich der Unterlage $\pm$ seitlich aufliegen (s. p. 102) .

SNODGRASS (1952: p. 314) beschreibt die Haftung eines Praetarsus mit einem Arolium auf glatter, harter Unterlage wie folgt :

" When the insect finds itself on a smooth, hard surface, however, the claws can offer no resistance, they then turn forward and the pull of the tendon is now transferred to the arolium, which is turned downward until its end disc is pressed flat against the surface. "

Diese Beschreibung gilt prinzipiell auch für Praetarsen mit 2 oder 3 Haftlappen.

Wenn mit " turn forward " gemeint ist, daß sich die Krallen weiter im Uhrzeigersinn nach proximal drehen, so daß ihre Spitzen nach rückwärts gerichtet sind (s. Abb. 7f), so entspricht das den eigenen Beobachtungen und Vorstellungen. Damit die Krallen in diese extrem eingezogene Stellung gelangen, ist ein starker Zug an der Krallensehne nötig. Die Folge davon ist, daß sich das Arolium richtig an die Unterlage anlegen kann. Bei schwächerem Zug an der Sehne werden wohl nur die Krallenspitzen in die Unterlage einhaken, während das Arolium dann wahrscheinlich noch von der Unterlage abgehoben bleibt oder jedenfalls noch keinen ausreichenden Kontakt zur Unterlage hat.

Es kommt also dabei wohl auf die Stärke des Sehnenzuges an und dieser wird nicht - wie SNODGRASS (1952) angibt - auf das Arolium übertragen, wenn die Krallen nicht einhaken können! Bei dieser Ausdrucksweise kann vielleicht das Richtige gemeint sein, aber sie ist zumindest mißverständlich; denn eine Übertragung im wörtlichen Sinne ist bei diesem Vorgang nicht möglich. Der Sehnenzug wirkt bei der relativ einfachen Konstruktion des Praetarsus ja stets auf Krallen und Haftlappen zugleich. Er kann nicht einmal nur die Krallen, dann nur die Haftlappen bewegen; denn dazu wäre mehr als nur e i n e Sehne erforderlich.

Wie die Bewegung der Krallen zur Seite bzw. in Senkrechstellung erreicht wird, kann man sich wohl einfach folgendermaßen vorstellen (vgl. Abb. 25e + 26a ; 24f+a) :

Die Krallen besitzen eine ⁺ auffällige l a t e r a l e V e r b r e i t e r u n g ihrer Basis (vgl. DAHL 1884: p. 152). Eine solche findet sich offenbar bei allen Diptera

(s. Abb. 19-23). Sie dient zum Ansatz der breiten verbindenden M e m b r a n e n (s. Abb. 8b, 14, 19, 25h) .

Das hatte bereits OCKLER (1890: p. 225) richtig erkannt:
 " An der ventralen Seite basalwärts haben die Krallen eine kleine vorsprungartige Erweiterung, an welche sich die Gelenkhaut für die Streckplatte ansetzt. "

Die Membranen inserieren an der basalen Ventralkante und vor allem an der Außen-seite (AS) der Krallenbasis. Werden sie durch den Zug an der Sehne gespannt, so werden die Krallen daher hauptsächlich nach außen (zur Seite) gezogen (Stellung 1 : s. p. 92) bzw. in Vertikalstellung gekippt (Stellung 2 : s. p. 93).

Diese Außen-seite ist im allgemeinen $\frac{1}{2}$ flach ausgehöhlt (s. Abb. 16b+c, 19, 20, 22, 25h) und bietet damit Platz für die ansetzenden Membranen, von denen bei abpräparierten Krallen fast stets noch Reste erkennbar sind.

Je stärker diese Membranen entwickelt sind, desto höher ist die Bewegungsfähigkeit der Krallen am Tarsus. Diese hängt auch davon ab, wie weit der Krallenhöcker über den dorsalen Tarsalrand hinausragt, gegen den sich die Krallen bei der Beugung legen müssen.

(vgl. OCKLER 1890) .

4.11.3. Membranöse Verbindung zu den Pulvillen

Bei Diptera mit Pulvillen bilden die Membranen der äußeren Krallenbasis eine breite bandartige Verbindung zum Pulvillus-Sklerit, die Kralle und Pulvillus zusammenhält: Me1, s. Abb. 1c, 2, 5b, 8b, 12-15, 17c, 18, 25h ; s. p. 77 .

Daher kann bei der Präparation von in Alkohol und trocken konservierten Tarsen leicht ein Krallen-Pulvillus-Komplex abgetrennt werden. Daraus ergibt sich, daß die Krallen der Bewegung der Pulvillen folgen. Somit sind die Krallen nur bei nach unten geschlagenen Pulvillen in Aktionsstellung.

Das konnte an noch weichen Tarsen einer frisch gestorbenen Calliphora auch direkt beobachtet werden: Wurde ein Pulvillus mit der Nadel nach unten gebogen, so bewegte sich gleichzeitig auch die Kralle mit nach unten und außen. Nach Abzug der Nadel gingen beide von selbst wieder zurück.

Die Bewegung und damit auch die Stellung der Krallen ist also zum großen Teil von der Bewegung und Stellung der Pulvillen abhängig. Da die Krallen aber sehr flexibel und beweglich mit Pulvillen und Streckplatte (bzw. Empodium) verbunden sind, wird die Krallenstellung natürlich auch durch Wechselwirkungen mit der Unterlage bestimmt (vgl. p. 100).

4.11.4. Membranöse Verbindung zur Streckplatte (bzw. zum Empodium)

Bei Praetarsen ohne Pulvillen müssen die Krallen direkt über Membran mit der Streckplatte verbunden sein.

Bei Praetarsen mit Pulvillen, die ja bei der Mehrzahl der Diptera vorhanden sind, wäre es denkbar, daß die Krallen nur auf dem Weg über die Pulvillen (also über Me1 und Me2) mit der Streckplatte verbunden sind. Aber auch hier besitzen die Krallen - soweit feststellbar - eine direkte membranöse Verbindung zur Streckplatte, die als Me3 bezeichnet werden soll (s. Abb. 4d, 6b). Diese Membran ist allerdings durch Abbildungen schwer nachzuweisen und auch bei der Präparation von Praetarsen nicht ohne weiteres zu erkennen. Das liegt wohl daran, daß Me3 weiter im Innern des Praetarsus liegt und kontinuierlich in andere Membranen (z.B. Me1) übergeht.

Eine membranöse Verbindung von Kralle und Streckplatte konnte z.B. bei der präparativen Zerlegung des Praetarsus von *Sicus ferrugineus* (Conopidae) festgestellt werden: An der Basis des Empodiums hing noch ein Stück einer abpräparierten Kralle; durch Bewegung dieses Fragments konnten auch Empodium und Streckplatte bewegt werden.

Bei der Membran Me3 handelt es sich wohl um ein breites Membranband, das etwa an der Ventralkante der Krallenbasis inseriert und die Kralle mit dem apicalen Teil der Streckplatte bzw. mit der meist lateral breiten Basis des Empodiums verbindet, wo es wohl dorsal und/oder lateral ansetzt.

Beim Zug an der Krallensehne und der damit verbundenen proximalen Verschiebung der Streckplatte bewirkt dieses ventrale Membranband (Me3) wohl mehr die Bewegung der Kralle nach unten, während jenes laterale Membranband (Me1) mehr die Bewegung der Kralle nach außen (proximal) bzw. in Vertikalstellung bewirkt.

4.11.5. Insertion am Krallenhöcker (s. Abb. 1-3 ; 4.2.4.)

Die Krallen sind basal am stark sklerotisierten Krallenhöcker ⁺ eng nebeneinander beweglich eingelenkt. Dazu ist die äußerste (frontale) Basis jeder Kralle etwa grubenartig ausgehöhlt (vgl. Abb. 3a und DAHL 1884: p. 152) und paßt wie eine Art "Gelenkpfanne" auf die jeweilige Kuppe ("Gelenkkopf") des Krallenhöckers. Dort ist jede Kralle unabhängig von der anderen etwa wie in einem Halbkugelgelenk beweglich. Soweit erkennbar sind die Krallenbasen mit dem Krallenhöcker über membranöse Kutikula flexibel verbunden (vgl. Abb. 1, 7b, 26e) .

Dieser bildet median für jede Krallenbasis ein feststehendes, stabiles **W i d e r l a g e r** , das unbedingt nötig ist, damit die Krallen beim Sehnenzug nicht einfach als Ganzes nach proximal gezogen ("mitgeschleppt") werden, sondern sich nach außen bewegen bzw. aufrecht stellen, ihre Spitzen nach unten richten und damit Druck gegen die Unterlage ausüben. Sie können dem entsprechenden Gegendruck der Unterlage nur dann standhalten, wenn sie basal einen stützenden Drehpunkt (in Form des Krallenhöckers) besitzen. Weil dieser distal meistens etwas über das Ende des letzten Tarsengliedes hinausragt, werden die Krallen bei ihrer Bewegung an der Basis nicht vom Tarsalrand behindert.

Sie werden auch nicht durch die Pulvillen behindert, da diese tiefer liegen und vor allem beim Sehnenzug nach unten auf die Unterlage gedrückt werden. Außerdem überragen die nach unten gekrümmten Krallenspitzen normalerweise die Pulvillen.

4.11.6. Haftung auf der Unterlage

Infolge ihrer relativ schwachen Krümmung können die Krallen auf den meisten Unterlagen wohl nur dadurch richtigen Halt finden, daß sie seitlich wie H a k e n in bzw. auf die Oberfläche geschlagen werden. Der Innenwinkel (W_u in Abb. 23b) der aufgesetzten Krallenspitze zur Unterlage muß im allgemeinen wohl etwa 90° oder größer sein, damit wirksamer Halt möglich ist. Allerdings ist dabei die jeweilige Beschaffenheit der Unterlage (s. p. 101) und die Stellung des Tarsus zur Unterlage von entscheidender Bedeutung.

Durch diese Bewegungsweise der Krallen wird auch verständlich, daß bei Insekten fast stets z w e i Krallen vorhanden sind und daß diese zweckmäßigerweise median sehr nahe nebeneinander inserieren.

Bei den auf rauher Unterlage aufgesetzten (also steil gestellten) Krallen konnte beobachtet werden, daß sich der Krallenwinkel (W_k in Abb. 25c ; s. p. 91) kontinuierlich verkleinern kann, von ca. 180° bis ca. 50° (s. Abb. 26b $\rightarrow$ 25e). Das kann wohl nur durch Wechselwirkung der aufgesetzten Krallen mit der Unterlage zustande kommen, nicht etwa durch besondere Bewegung verbindender Membranen. Zieht nämlich eine Fliege den aufgesetzten Tarsus etwas nach proximal,

so muß der Krallenwinkel kleiner werden, wenn die Krallen einigermaßen fest in der Unterlage einhaken. Der gleiche Effekt ist auch auf $\perp$ steilen, genügend rauhen Flächen zu beobachten: Hier kann wohl das Gewicht der Fliege in proximaler Richtung Zugkraft auf die eingehakten Krallen ausüben, so daß sich der Krallenwinkel verkleinert.

Daß sich dieser Winkel auch künstlich sehr leicht verändern läßt, konnte bei noch weichen Praetarsen frisch abgetöteter Fliegen beobachtet werden: Mit Präpariernadel läßt sich eine Kralle ohne weiteres nach innen bis etwa zur Mitte biegen; sie geht nach Entfernung der Nadel von selbst wieder in die Ausgangsstellung zurück.

Ob und inwieweit die Krallen überhaupt eine Funktion erfüllen, hängt von der U n t e r l a g e ab :

1) Diese muß natürlich so beschaffen sein, daß die Krallen einhaken können, d.h. nicht glatt (Krallen gleiten ab), sondern genügend r a u h (Krallen haken sich fest) oder w e i c h (Krallenspitzen dringen ins Substrat ein) .

2) Die Krallen sind wohl nur auf $\perp$ g e n e i g t e r , nicht zu glatter Unterlage zum Festklammern von Bedeutung, insbesondere etwa an Rändern, Kanten u. dgl.. Auf waagrecht-ter rauher Unterlage können sich die Fliegen schon durch Aufsetzen der Tarsenglieder fortbewegen. Die seitlich einhakenden Krallen dienen dabei wohl höchstens zur zusätzlichen Haftung des Tarsus, der dann in seiner Lage besser fixiert

ist. Das gilt jedoch in verstärktem Maße für geneigte bis überhängende rauhe Flächen.

Krallen und Pulvillen behindern sich bei der Haftung auf der Unterlage keineswegs gegenseitig; das sollen folgende Überlegungen zeigen :

Auf *g l a t t e r* Unterlage ist ein starker Zug an der Krallensehne notwendig, um die Pulvillen an die Unterlage anzudrücken. Die Krallen werden dabei wohl meist mehr als senkrecht gestellt, so daß sich ihre weit nach unten reichenden Spitzen nach rückwärts richten (s. Abb. 7f; p. 94). Diese werden dann von der Unterlage in schräge bis seitliche Lage gedreht, was aufgrund der flexiblen membranösen Verankerung der Krallenbasis möglich ist. Die Krallenspitzen reichen dann also nicht mehr weiter nach unten als die Haftflächen der Pulvillen.

Auf genügend *r a u h e r* Unterlage ist wohl im allgemeinen kein so starker Sehnenzug erforderlich, da ja nur die etwa vertikal gestellten Krallen einhaken müssen, während die Pulvillen nicht so stark auf die Unterlage gedrückt werden. Diese behindern die Krallen auch schon deshalb nicht, weil die Krallenspitzen in diesem Fall die Pulvillen ventral (etwas) überragen (s. Abb. 7a, 24b+e) . -

Außerdem kann bei entsprechender Unterlage und entsprechend eingezogenem Praetarsus auch eine gleichzeitige Haftung von Krallen und Pulvillen möglich und zweckmäßig sein.

4.12. Erläuterungen zur S t e l l u n g von Tarsus
und Praetarsus von Fliegen (Brachycera)

s. Abb. 24-26 und 2.3.

4.12.1. Eristalis tenax L. (Syrphidae) s. Abb. 24

Bei einem lebend gefangenen ♀ dieser Art konnten folgende Beobachtungen gemacht werden :

Bei dieser Schwebfliege fiel zunächst auf, daß sie von Beginn an das linke Hinterbein nachzog; d.h. sie konnte diesen Praetarsus nicht an die Unterlage andrücken, obwohl sie es immer wieder versuchte; er war starr und unbeweglich. Dabei konnten die Tarsenglieder der Unterlage locker aufgelegt werden, aber die Pulvillen konnten nicht haften (weder auf rauher, noch auf glatter Unterlage). Dieser Defekt hat die Fliege insgesamt nicht sehr behindert, da sie sowieso meist nur mit einem Teil ihrer Praetarsen haftet.

Wenige Stunden nach dem Tode dieses Eristalis-♀ konnten die noch weichen Tarsen im Mikroskop betrachtet und deren
 S t e l l u n g e n registriert werden :

Der defekte linke Hintertarsus war leicht bogenförmig eingekrümmt. Der zugehörige Praetarsus war etwa wie in Abb. 24a stark eingezogen (wie schon bei der lebenden Fliege). Die Krallen standen also etwa senkrecht; Krallenwinkel ca. 170° ; ihre äußersten Spitzen waren abgebrochen.

Bei den übrigen 5 Beinen standen die Tarsenglieder 2-4 etwa waagrecht, während das 1. und 5. Glied meist ein wenig ($\pm$ schräg) nach unten bzw. oben stand. Die Praetarsen waren alle etwa mittelweit eingezogen, etwas weniger weit als in Abb. 24e. Die Pulvillus-Sklerite waren schräg nach unten gerichtet, die Haftfläche der Pulvillen lag etwa waagrecht. Die Krallen standen $\pm$ schräg nach vorne / unten (halb "stehend", halb "liegend"); Krallenwinkel ca. 180° . Die Krallenspitzen reichten etwa so tief herab wie die Pulvillen.

Etwa 4 Stunden später konnten an der bei Zimmertemperatur aufbewahrten Fliege deutliche Veränderungen in der Stellung der Tarsenglieder und Praetarsen festgestellt werden :

Unverändert blieb natürlich der steife linke Hintertarsus. Geringe Veränderungen waren nur beim rechten Vordertarsus zu registrieren. Bei den übrigen 4 Tarsen zeigte sich etwa folgendes Bild :

Die Tarsenglieder bildeten einen leichten Bogen nach unten; das Tarsenendglied war nicht mehr nach oben gerichtet. Der Praetarsus war viel weiter eingezogen als vorher, etwa so weit wie in Abb. 24a. Die Krallen standen fast senkrecht, nur noch ganz wenig nach vorne; Krallenspitzen also etwa senkrecht auf die Unterlage gerichtet. Krallenwinkel ca. $150-170^\circ$.

Diese durch A u s t r o c k n u n g bedingten Veränderungen lassen sich folgendermaßen erklären :

Die Praetarsen toter Fliegen sind in den ersten Stunden nach dem Tode noch weitgehend gestreckt. Bei zunehmender

Erhärtung (Trocknung) krümmen sich die Tarsen und die Krallen sinken ab, d.h. sie kippen von der schräg nach vorne gerichteten Stellung in senkrechtere Stellung. Diese Veränderung ist wohl hauptsächlich dadurch zu erklären, daß die verbindenden Membranen an den Krallenbasen beim Austrocknen schrumpfen und sich verkürzen. Ein Indiz dafür ist auch, daß beim defekten linken Hinterbein bereits vor dem Tode der Fliege der Praetarsus weitgehend eingezogen war.

Prinzipiell die gleiche Erklärung ergibt sich wohl für die mit zunehmender Erhärtung nach dem Tode entsprechend weiter eingekrümmten Tarsen : Wie ein vom Baum gefallenes Blatt beim Flüssigkeitsverlust welk wird und sich einrollt, so krümmt sich auch der Tarsus durch die postmortale Trocknung. Die einzelnen Tarsenglieder sind ja beweglich - also über membranöse Kutikula - miteinander verbunden (s. p. 26 und Abb. 28c+d). Wenn diese Membranen durch Austrocknung schrumpfen, verkürzt sich automatisch der Abstand zwischen den Tarsengliedern. Daß sich der Tarsus nicht nach oben, sondern nach unten krümmt, liegt wohl einfach daran, daß die verbindenden Membranen zwischen den Tarsengliedern ventral ausgedehnter sind; denn die Beweglichkeit des Tarsus ist ja gegenüber der Unterlage von Bedeutung.

Je zarter die Tarsen sind, desto stärker krümmen sie sich beim Trocknen ein. So sind etwa die Tarsen zarter Mücken (z.B. Tipulidae) im trockenen Zustand oft sehr stark eingekrümmt (extrem in Abb. 44).

Daß aber nicht alle Praetarsen toter getrockneter Fliegen so stark eingezogen sind wie in Abb. 24a, sondern daß sogar - wenn auch selten - extrem gestreckte Praetarsen vorkommen können (s. Abb. 24f), dafür gibt es wohl verschiedene Erklärungsmöglichkeiten. Vor allem aber scheint hierbei die Stellung des nach dem Tode erhärtenden Praetarsus zur Unterlage von Bedeutung zu sein: Wenn z.B. eine Fliege beim Sterben so dasitzt, daß sie sich auf einem bestimmten Tarsus aufstützt und dabei den Praetarsus locker der Unterlage anlegt, so wird dieser wohl in einigermaßen gestrecktem Zustand erhärten, da eine Einkrümmung nach unten durch den Widerstand der Unterlage verhindert wird.

Besonders die Stellung der Krallen hängt wohl stark von ihrer Stellung zur Unterlage beim Tode der Fliege ab; denn auch bei toten Fliegen - so konnte bei *Calliphora* beobachtet werden - können die Krallenspitzen noch in rauhe Unterlage (z.B. Papier) einhaken. Man kann das auch feststellen, wenn man etwa einen Tarsus über Papier hinwegzieht. Sofern die Krallen einigermaßen fest einhaken, wird diese Stellung wahrscheinlich durch den Eintrocknungsprozeß nicht wesentlich verändert werden.

4.12.2. *Calliphora vicina* ROBINEAU-DESVOIDY (*Calliphoridae*)

Bei dieser Schmeißfliege wurde in erster Linie die Krallenstellung näher untersucht. Es ergaben sich gewisse Unterschiede zu *Eristalis* (und wohl sehr vielen anderen Fliegen), und zwar hauptsächlich in der extremen und normalen Ruhestellung der Krallen: vgl. Abb. 25a+b+e mit Abb. 24f+g. Solche oder ähnliche Stellungen wie bei *Calliphora* dürften auch bei vielen Fliegenarten vorkommen.

4.12.2.1. Extrem gestreckter Praetarsus

Bei extrem gestrecktem Praetarsus, bei dem die Streckplatte ventral fast ganz freiliegt, stehen die Krallen offenbar so wie in Abb. 25a+b : Sie sind schräg nach oben (und außen) gerichtet und der Krallenwinkel beträgt (dorsal gesehen) ca. 160° .

Bei einer Calliphora konnte nämlich unmittelbar nach ihrem Tode an den noch ganz weichen und beweglichen Praetarsen Folgendes beobachtet werden:

Bei einem auf waagrechtter Unterlage locker aufliegenden Tarsus (Dorsalansicht) wurde mit einer Präpariernadel das Tarsenendglied auf die Unterlage gedrückt. Dabei nahmen die Krallen eine noch etwas extremere Stellung ein als in Abb. 25a+b : Der Krallenwinkel betrug (dorsal gesehen) ca. 40 bis 60° und die Krallen standen noch steiler nach oben. Dabei hatten sich auch die Pulvillen etwas nach oben gebogen, so daß vor allem ihr apicaler Teil relativ hoch stand.

Eine derartige gestreckte Stellung des Praetarsus konnte auch dadurch erreicht werden, daß nach totaler Streckung eines noch weichen Praetarsus mit einer Präpariernadel die Krallensehne nahe ihrem Ansatz an der Streckplatte durchgetrennt wurde.

Eine ähnliche Praetarsen-Stellung kann wahrscheinlich bei einer toten Fliege - wie in Abb. 25a+b - nur dadurch zustandekommen, daß der Praetarsus bei und nach dem Sterben in einer solchen gestreckten Stellung dicht an die Unterlage angelegt war, so daß er sich bei der Trocknung nicht einziehen konnte (vgl. p. 106, 141).

Eine nicht ganz so stark gestreckte Stellung des Praetarsus zeigt Abb. 25c+d . Aber auch hier sind die Krallenspitzen noch deutlich von der Unterlage abgehoben.

4.12.2.2. Praetarsus in Ruhestellung

In normaler Ruhestellung ist der Praetarsus offenbar noch etwas weniger gestreckt und steht etwa so wie in Abb. 25e-h .

Die Krallen bilden einen Winkel von ca. $60-90^\circ$ und stehen etwa senkrecht. Eine solche weitgehend entspannte Stellung konnte nämlich bei den noch sehr weichen (nicht erhärteten) Tarsen einer Calliphora kurze Zeit nach ihrem natürlichen Tode festgestellt werden: Tarsenglieder waagrecht (gerade), letztes Glied etwas nach oben gerichtet; Pulvillen ⁺ eng nebeneinander (Winkel ca. 50°); Streckplatte ventral zu etwa 2/3 frei; Empodium etwas schräg nach unten stehend.

Der linke Vordertarsus dieser Calliphora wurde in noch unverändertem frischen Zustand abgeschnitten und auf einen mit Klebstreifen versehenen REM-Stub gelegt. Davon konnten dann die Fotos von Abb. 25e-h gemacht werden. Zuvor mußte der Stub allerdings noch an der Luft getrocknet werden. Dabei wurden Veränderungen der Krallenstellung dadurch vermieden, daß die Krallenspitzen etwas in den Klebstreifen hineingesteckt wurden.

Bei einer lebenden Calliphora konnte auf waagrechttem sowie senkrechtem Schreibpapier beobachtet werden,

daß der Praetarsus meist nur $\frac{+}{-}$ locker der Unterlage aufgelegt wird und etwa die gleiche Stellung einnimmt wie in Abb. 25e-g : Die Pulvillen liegen $\frac{+}{-}$ locker auf, werden also nicht angedrückt. Die Krallen stehen etwa in Ruhestellung (senkrecht, Winkel $60-90^{\circ}$); ihre Spitzen überragen die Pulvillen apical und ventral um ein Stück und haken $\frac{+}{-}$ leicht ins Papier ein. Beim Sitzen (und Laufen) auf senkrechtem Papier ist hier also offenbar eine ausreichende Haftung der Tarsen bereits bei einem wenig eingezogenen Praetarsus gegeben, d.h. bei nur wenig angezogener Krallensehne. Diese Haftung erfolgt wohl nur zu einem (geringeren?) Teil durch die einhakenden Krallen, zu einem anderen (größeren?) Teil wohl einfach durch die ventrale Beborstung der aufliegenden Tarsenglieder (s. 4.2.2.) .

Für das nötige bzw. mögliche Einhaken einer Kralle auf geneigter rauher Unterlage ist ihre Stellung zur Unterlage entscheidend, die von der Stellung des Tarsus bestimmt wird. Steht z.B. eine aufgesetzte Kralle nach oben, so ist wegen der nach unten wirkenden Schwerkraft das Einhaken logischerweise wichtiger als bei nach unten oder waagrecht stehenden Krallen.

Auf waagrechtem Papier legt *Calliphora* oft auch nur jeweils etwa die ersten 4 oder die mittleren 3 Tarsenglieder auf, während das 5. Glied schräg nach oben abgestreckt ist,

so daß der Praetarsus von der Unterlage absteht. Selbst auf waagrechter glatter Unterlage (z.B. Tesafilm) konnte beobachtet werden, daß oft der Tarsus nur locker aufliegt und der Praetarsus etwas von der Unterlage absteht. Calliphora gebraucht also die Pulvillen offenbar nur, wenn sie zur Haftung unbedingt notwendig sind, etwa auf geneigter glatter Fläche; und auch da haften nur so viele Pulvillen, wie entsprechend der Neigung der Fläche erforderlich sind.

Das gilt für Diptera wohl ganz allgemein.

4.12.2.3. Eingezogener Praetarsus

Wenn Calliphora die Pulvillen (etwa mit dem apicalen Drittel) auf glatte (waagrechte sowie geneigte) Unterlage anlegt, so vergrößert sich dabei der Krallenwinkel deutlich (bis 180°): s. Abb. 26a-d . Das ist leicht verständlich, da ja der Zug an der Sehne, der die Pulvillen nach unten zieht, auch die Krallen bewegt. Nur werden die Krallen nicht so sehr nach unten, sondern vor allem nach außen und damit nach proximal gezogen, da die verbindenden Membranen hauptsächlich an der Außenseite der Krallenbasis ansetzen (s. p. 96). Bei stark auf die Unterlage gedrückten Pulvillen (s. Abb. 26a) konnte ein Krallenwinkel von etwa 180° beobachtet werden; dabei standen die Krallenspitzen sogar mehr als senkrecht, sie waren etwas nach proximal (rückwärts) gerichtet (s. p. 94, 102) .

Allgemein läßt sich sagen: Je stärker an der Krallensehne gezogen wird, umso stärker werden die Pulvillen der Unterlage angelegt (angedrückt) und umso größer wird im allgemeinen der Krallenwinkel.

Nur scheinbar im Widerspruch dazu steht die Beobachtung, daß bei toten, trocken präparierten Fliegen meistens die Praetarsen etwa so stark eingezogen sind wie in Abb. 26b+c. Dieser Effekt wird hier nämlich nicht mehr durch Kontraktion der Praetarsus-Beugermuskeln hervorgerufen, sondern wohl durch Schrumpfung der verbindenden Membranen beim Trocknungsprozeß (s. p. 104, 105).

4.12.2.4. Krallenbewegung nach BAUCHHENß (1979)

Die eigenen Beobachtungen bei *Calliphora* stimmen nur teilweise mit dem überein, was BAUCHHENß (1979: p. 3) in einem kleinen Absatz über Krallenbewegung bei *Calliphora* zusammenfaßt :

" Beim Laufen auf rauen Unterlagen halten sich die Fliegen mit Hilfe ihrer gespreizten Krallen fest, die (einen Winkel von etwa 60° zwischen sich einschließend) auf die Unterlage aufgesetzt werden. Die Pulvillen berühren die Unterlage nicht. Ihre Längsachsen bilden ebenfalls etwa einen 60° -Winkel miteinander. Beim Übergang rauh/glatt nehmen die Krallen spontan einen Winkel von nahezu 180° ein und heben sich von der Unterlage ab. Gleichzeitig verkleinert sich der Winkel zwischen den Pulvillen und diese legen sich der Unterlage an. "

Hier fehlen Angaben zur Neigung der Unterlagen; wahrscheinlich hat die erste Aussage für $+$ geneigte Unterlagen zu gelten. - Als "gespreizt" dürfen die Krallen bei einem 60° - Winkel nicht bezeichnet werden, sondern nur bei deutlich größerem Innenwinkel. - Der 2. Satz muß wohl genauer heißen: " Die Pulvillen berühren die Unterlage nur locker. " ; sie sind also nicht an die Unterlage angeedrückt. -

Beim Übergang rauh/glatt nehmen die Krallen nur dann einen Winkel von nahezu 180° ein, wenn die Pulvillen (stark) an die Unterlage angeedrückt sind. Das ist das entscheidende Kriterium. Es gibt nämlich sehr oft den Fall, daß der Praetarsus auch auf glatter Unterlage nur $+$ locker aufgesetzt ist, wobei der Krallenwinkel etwa $60-90^{\circ}$ beträgt. -

Daß sich die Krallen beim 180° - Winkel von der Unterlage abheben, konnte nicht beobachtet werden. Es sollte hier zumindest erwähnt sein, in welche Stellung denn die Krallen bei dieser Bewegung gelangen sollen.

Bei den übrigen Lebendbeobachtungen von BAUCHHENS (1979: p. 3-4) konnte durch eigene Beobachtungen nichts als unrichtig angesehen, sondern das meiste bestätigt werden, insbesondere der Anlege- und Abhebevorgang bei den Pulvillen (s. 4.9.4.1. + 4.9.4.4.), der "Randeffekt" sowie die Tatsache, daß meist nur 3 oder 4 Beine direkte Kontaktflächen mit der Unterlage ausbilden (s. p. 82) .

4.13. Zusammenfassende Betrachtung (vgl. 8.)

Der Praetarsus der Diptera besteht aus verschiedenen Kutikula-Bildungen (s. Abb. 92) :

- 1 Streckplatte + ggf. 1 Empodium
- 2 Krallen
- 1, 2 oder 3 Haftlappen (bisweilen rudimentär)
- ggf. 2 Basungualsklerite bzw. 2 Pulvillus-Sklerite
- verbindende Membranen .

Die praetarsalen Teile sind untereinander und mit dem Tarsenendglied über membranöse Kutikula, die Membranen, beweglich verbunden. Damit wird ein Kompromiß zwischen harten und weichen Elementen erreicht: Die sklerotisierten Teile (Streckplatte, Krallen, Sklerite) verleihen dem Praetarsus Stabilität und Festigkeit, die Membranen geben ihm Flexibilität und Beweglichkeit.

Im Text wird der Einfachheit halber häufig der Ausdruck " an Skleriten ansetzende (= inserierende) Membranen " verwendet. Dabei handelt es sich nicht um getrennte Teile, sondern um eine zusammenhängende Kutikula, die an verschiedenen Stellen unterschiedlich stark sklerotisiert und strukturiert ist. Sklerite und Membranen gehen also ⁺ kontinuierlich ineinander über.

Der Praetarsus kann natürlich nur dann als Haftorgan fungieren, wenn er - durch Muskulatur - b e w e g t werden kann. Da die Tarsenglieder aber ziemlich englumig sind und keine Muskulatur enthalten, wird der Praetarsus durch Muskeln im Femur und in der Tibia bewegt. Als sehr langes, dünnes "Verbindungsseil" zwischen diesen Praetarsus-Beugermuskeln und dem Praetarsus ist die kutikulare, peripher sklerotisierte Krallensehne notwendig. Sie endet median an der Basis der Streckplatte, die den basalen Teil des Praetarsus darstellt. An dieser $\frac{+}{-}$ breiten und stabilen Skleritplatte ist genug Platz für die Insertion der Krallen und Haftlappen.

Damit diese Anhänge auch dann noch genügend Platz haben, wenn der Praetarsus ein Stück weit ins Lumen des Tarsenendgliedes hineingezogen wird, ist dessen lateraler und ventraler Rand $\frac{+}{-}$ weit nach proximal e i n g e b u c h t e t .

Der dorsale Rand reicht weiter nach distal und trägt am Ende median den etwas exponierten, stark sklerotisierten Krallenhöcker, der als stabiler, feststehender Drehpunkt für die bewegliche Einlenkung der Krallen dient.

Die B e w e g u n g s w e i s e der praetarsalen Teile läßt sich folgendermaßen zusammenfassen :

Je stärker die Praetarsus-Beugermuskeln kontrahiert werden, umso stärker ist der Zug an der Krallensehne,

umso mehr ist der Tarsus eingekrümmt,
 umso tiefer ist die Streckplatte ins Tarsenendglied
 eingezogen,
 umso stärker sind die verbindenden Membranen gespannt,
 umso stärker sind die Haftlappen nach unten gebeugt und
 ggf. an die Unterlage angedrückt,
 umso senkrechter und weiter nach hinten stehen die Krallen
 (Krallenwinkel bis ca. 180°),
 umso größer ist der Innenwinkel (W_u) der Krallenspitzen
 zur Unterlage und umso besser können sie einhaken .

Krallen und Haftlappen sind Hafteinrichtungen für besonders beschaffene U n t e r l a g e n und vor allem für $\pm$ stark geneigte Flächen. Die Haftlappen sind hauptsächlich für glatte (harte) Unterlagen nötig. Die Krallen sind allgemein für rauhe und weiche Unterlagen wichtig, insbesondere für Ränder, Kanten u. dgl. . Auf waagrechten rauhen Unterlagen sind Krallen und Haftlappen von geringer Bedeutung; dort kann der Tarsus im allgemeinen wohl schon mit seiner ventralen Beborstung ausreichend haften.

Die praetarsalen Teile (und Strukturen) haben meist mehrere miteinander verknüpfte F u n k t i o n e n im Gefüge des Ganzen. Diese können oft aus direkten Beobachtungen bei der Präparation von Praetarsen erschlossen werden, verbunden mit logischen Erwägungen und Schlußfolgerungen. Im allgemeinen jedoch sind solche Funktionen nicht direkt zu beweisen, so daß ihre Darstellung vielfach $\pm$ hypothetischen Charakter hat.

Für Bau und Funktionsweise der verschiedenen praetarsalen Teile sind hauptsächlich folgende prinzipielle Aspekte bestimmend :

- Die membranöse Verbindung mit der zentral gelegenen Streckplatte, mit der Krallen und Haftlappen so verbunden sein müssen, daß sie in geeigneter Weise auf die Unterlage wirken können. Dabei sind sehr oft sterische Effekte von Bedeutung.
- Der Kontakt zur Unterlage, wobei Lage, Sklerotisierungsgrad, Oberflächenstruktur und Trichombesatz eine Rolle spielen. Vielfach haben auch Berührungseffekte wie mechanische Beanspruchung, Verschmutzung und Lipidverlust eine Bedeutung.

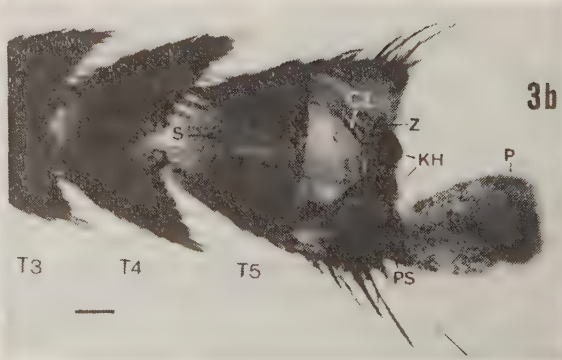
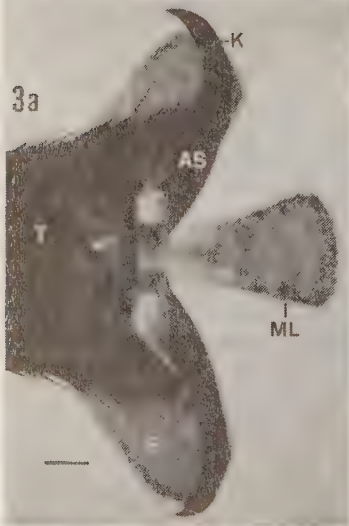
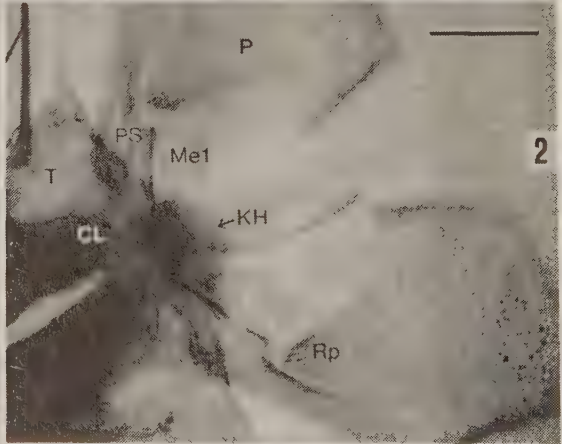
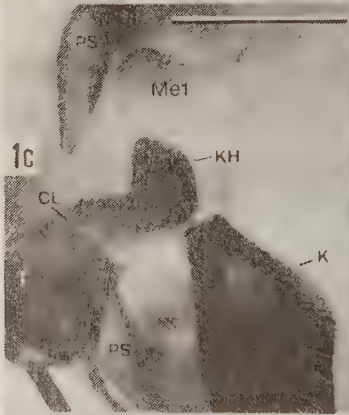
Alles in allem stellt der Praetarsus mit seinen Teilen eine sehr sinnvolle Konstruktion der Natur dar, wie sie künstlich nicht besser gestaltet werden könnte.

Schon OCKLER (1890: p. 235) hat das zum Ausdruck gebracht:

" Es wirken bei der Beugung und Streckung der Krallen eben eine Reihe einzelner Momente zusammen, wie sie einfacher und passender wohl kaum gedacht werden können. "

4.14. Abbildungen 1-26 mit Beschreibungen

(vgl. Abb. 92)



- 1 Calliphora vicina ROBINEAU-DESVOIDY (10 mm)
 (Calliphoridae) :

1a+b 2 freigelegte einkuppige Krallenhöcker (KH) ventral;
 alle praetarsalen Teile vollständig entfernt. REM.

- 1a Endabschnitt des Tarsenendgliedes (T) mit Krallenhöcker
 (KH) ventral. p1.

Am Krallenhöcker und seinen Skleritleisten (CL) hängen noch Reste membranöser Kutikula (Me), mit der die praetarsalen Teile befestigt waren.

- 1b Abpräpariertes Endstück der dorsalen Kutikulawand des
 Tarsenendgliedes (T) mit Krallenhöcker (KH) von innen
 (ventral). p2.

Hier sind die sklerotisierten Kutikularleisten (CL) deutlicher sichtbar, mit denen der Krallenhöcker an der dorsalen Tarsalinnenwand befestigt ist. Sie verlaufen möglichst weit lateral, da in der Mitte die Basis des Praetarsus Platz finden muß.

- 1c Ausschnitt von der Basis eines abpräparierten Praetarsus
 dorsal. LM.

Übersicht dazu s. Abb. 89b !

Linke Kralle und linke Skleritleiste (CL) des Krallenhöckers (KH) entfernt; vom Tarsenendglied (T) ist (außer KH) nur noch ein Fragment vom rechten oberen Rand (mit Borsten) erhalten.

Auch hier (vgl. Abb. 2, 3) inserieren die sich basal verjüngenden Pulvillus-Sklerite (PS) in je einer seitlichen Einbuchtung an der Basis des einkuppigen Krallenhöckers. Das trifft in ähnlicher Weise wohl für sehr viele (alle?) Diptera zu.

2 Myathropa florea L. (12 mm) (Syrphidae) :

Praetarsus ohne Krallen dorsal. LM.

Tarsenendglied (T) median beschädigt (Spalt).

Hier inserieren die länglichen Pulvillus-Sklerite (PS) mit ihrer schmalen Basis ganz offensichtlich in je einer seitlichen Einbuchtung am Fuße des einkuppigen Krallenhöckers (KH), vor der Abzweigung der 2 Skleritleisten (CL). Dort sind sie wohl über Membranen befestigt, von denen in Abb. 1 noch Reste erkennbar sind.

An den Pulvillen (P) fallen die basal etwas stärker sklerotisierten divergierenden Längsrippen (Rp) auf. Innen an den beiden Pulvillus-Skleriten hängt jeweils noch ein Teil der fast transparenten Membran (Me1) von den abpräparierten Krallen.

3 Tabanus bovinus* LOEW ♀ (23 mm) (Tabanidae) :

Praetarsen mit zweikuppigem Krallenhöcker. LM.

3a Vorder-Praetarsus dorsal.

Dorsale Wand des Tarsenendgliedes (T) am Ende beschädigt (sonst unpräpariert).

Bei dieser Art unterscheiden sich die Vordertarsen von den übrigen Tarsen (vgl. Abb. 3b) dadurch, daß das Tarsenendglied apical verlängerte Oberecken aufweist. -

Um ein möglichst flaches Präparat zu erhalten, sind die Krallen (K) hier künstlich verdreht, befinden sich also in unnatürlicher Stellung: Ihre Außenseiten (AS, mit membranöser Kutikula) sind dorsal sichtbar (vgl. im Gegensatz dazu Abb. 58a). Ihre kolbigen, innen etwas ausgehöhlten, äußersten

Basen sitzen auf dem zweikuppigen Krallenhöcker. Dabei bildet jede Basis mit der jeweiligen Kuppe eine Art Halbkugelgelenk.

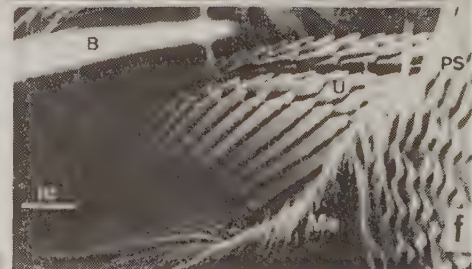
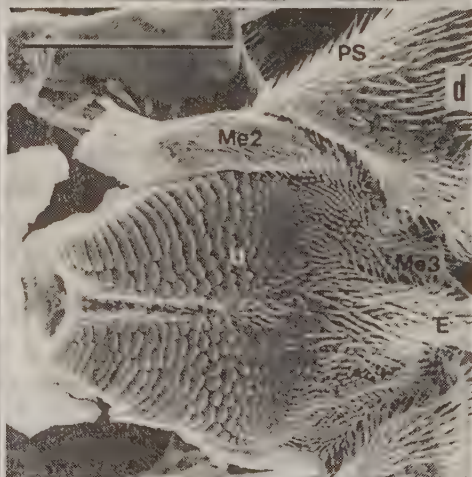
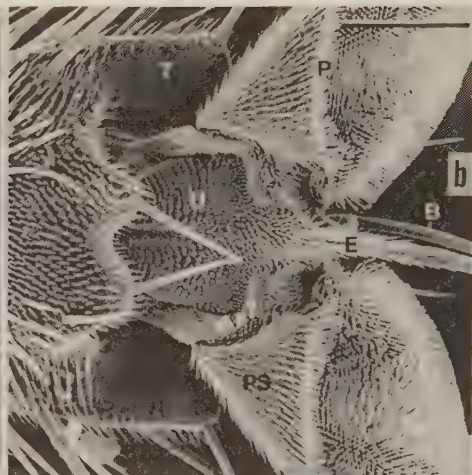
Da der Krallenhöcker nicht dorsal, sondern nur etwa in halber Höhe des Tarsus liegt (vgl. Abb. 58c), werden die Krallen bei ihrer Bewegung nicht durch den demzufolge höher gelegenen Tarsalrand behindert.

3b Mitteltarsus mit freigelegtem zweikuppigen Krallenhöcker (KH) ventral.

Praetarsus bis auf den linken Pulvillus (P) abpräpariert.

Als durchscheinender Strang ist hier die Krallensehne (S) zu erkennen, die sich ventral mitten durch die Tarsenglieder (T3, T4, T5) hindurchzieht.

Der stark sklerotisierte und dunkel pigmentierte Krallenhöcker weist zwischen seinen beiden Kuppen eine ausgeprägte u-förmige Einbuchtung auf. Diese ist bei manchen zweikuppigen Krallenhöckern viel flacher: s. Abb. 30e. An seiner äußeren Basis trägt der Krallenhöcker beiderseits einen spitz auslaufenden, zahnartigen Fortsatz (Z), der schräg nach dorsal gerichtet ist. Zwischen diesem und den Skleritleisten (CL) inseriert das Pulvillus-Sklerit (PS) mit seinem proximalen dorsalen Fortsatz, während sein distaler ventraler Fortsatz unterhalb (im Bild oberhalb) der Kuppe des Krallenhöckers liegt (vgl. p. 78, 79). Der Fortsatz Z paßt somit genau in die Lücke zwischen den beiden Fortsätzen des Pulvillus-Sklerits. Diese Konstruktion ist für die Bewegung des Pulvillus offenbar besonders geeignet.



- 4 Eristalis tenax L. ♀ (15 mm) (Syrphidae) :
Praetarsen ventral und lateral. REM. vgl. Abb. 92d .

- 4a Gestreckter Praetarsus ventral. p2.

Dasselbe Objekt wie in Abb. 4e .

Der apicale Rand der Pulvillen ist hier etwas nach dorsal gebogen (Trocknungseffekt), so daß ihre ventrale Haftfläche kleiner erscheint als sie ist (vgl. Abb. 4c, 24f).

Dieses Foto zeigt einen Praetarsus, wie er bei den meisten Fliegen vorkommt, mit Streckplatte (U) nebst setiformem Empodium (E), 2 Pulvillen (P) und 2 Krallen (K) .

Das Tarsenendglied (T) besitzt wie bei fast allen Diptera einen deutlichen ventralen Ausschnitt, d.h. sein ventraler Endrand reicht weniger weit nach distal als sein dorsaler Endrand. Die 2 etwas ventrad gerichteten medianen Ausbuchtungen mit den 2 starken Borsten, die ebenfalls häufig vorkommen, können wohl in weitgehend entspannten Stellungen des Praetarsus auf der Unterlage aufgesetzt werden (s. p. 27, 58), damit die empfindlichen praetarsalen Teile geschont werden. Für die 2 Borsten kann wohl zusätzlich Sinnesfunktion angenommen werden.

Die gestreckte Stellung des Praetarsus ist daran zu erkennen, daß die Streckplatte nicht weit ins Tarsenendglied eingeschoben ist, sondern ventral fast völlig frei liegt, und daß die Krallen etwa waagrecht liegen. Das Gegenstück dazu - einen eingezogenen Praetarsus - zeigt Abb. 24d .

- 4b Ausschnitt von Abb. 4a : Praetarsus ventral.

Die ventrale Oberfläche der Streckplatte ist in typischer Weise schuppenartig strukturiert und weist median eine hier

sehr schmale, rinnenartige Zone mit Mikrotrichien auf, aus der das etwas schwach entwickelte Empodium (E) "herauswächst".

Deutlich erkennbar ist jeweils die membranöse Verbindung (Me2) des Seitenrandes der Streckplatte mit dem ventralen Innenrand des großen Pulvillus-Sklerits (PS). Proximal ist Me2 mit der dorsalen Tarsalinnenwand verbunden.

4c Isolierter Praetarsus (+ Sehne) ventral. p3.

Vom Tarsenendglied ist nur ein kleines Stück (T) hängen geblieben.

Die völlig freigelegte Streckplatte zeigt an ihrer Basis die median ansetzende Krallensehne und die entsprechenden glatten Membranen (Me), die im trockenen Zustand als zarte, brüchige, milchig-weiße "Häute" erscheinen.

4d Ausschnitt von Abb. 4c : Basis des Praetarsus ventral.

Die membranöse Kutikula (Me3) seitlich der Basis des Empodiums (E) stellt wahrscheinlich die dorsad zu den Krallenbasen führende Membran dar.

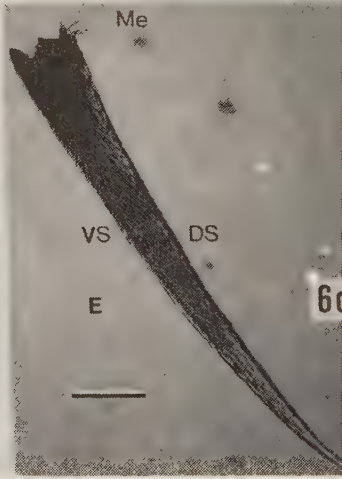
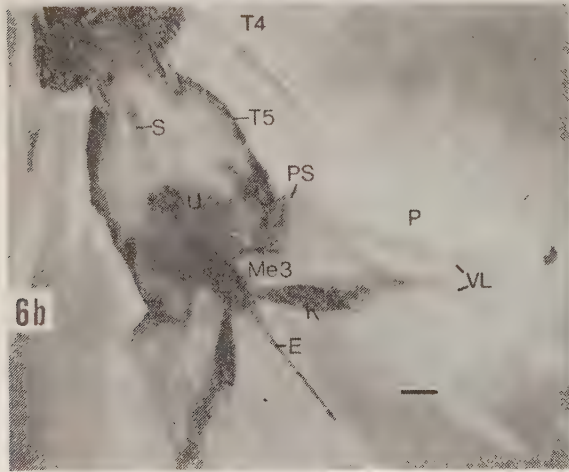
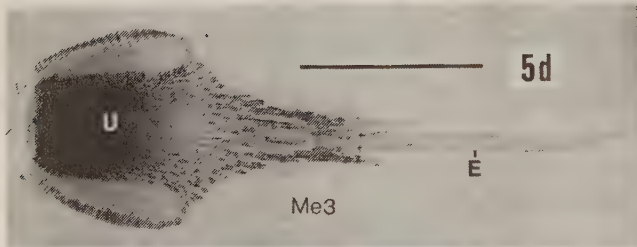
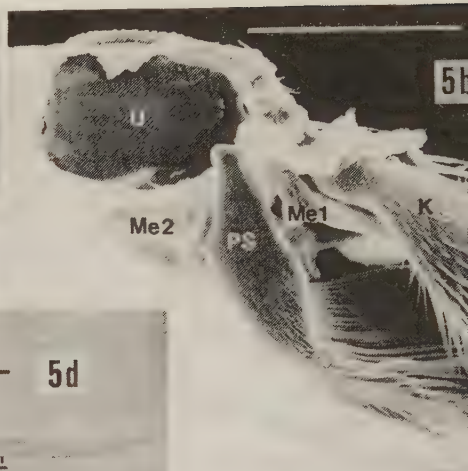
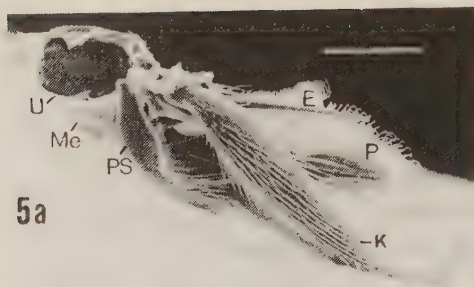
4e Gestreckter Praetarsus (ventro)lateral. p2.

Dasselbe Objekt wie in Abb. 4a+b .

Offensichtlich reichen in Ruhestellung des Praetarsus die Pulvillus-Sklerite (PS) und vor allem das Empodium (E) normalerweise weiter nach ventral als die Haftflächen der Pulvillen (s. p. 55, 80) .

4f Ausschnitt von Abb. 4e : Streckplatte (U) (ventro)lateral.

Hier zeigt sich, daß die beiden Seiten der Streckplatte schräg nach dorsal gerichtet sind (U etwa kahnförmig) .



- 5 Calliphora vicina ROBINEAU-DESVOIDY (10 mm)
(Calliphoridae) : Abpräparierte Teile des Praetarsus.

- 5a Streckplatte (U) mit rechtem Pulvillus (P) und rechter Kralle (K) dorsal. p2. REM.

Dieser über Membranen (Me) zusammenhängende Komplex praetarsaler Teile konnte von einem noch nicht erhärteten Tarsus abpräpariert und mit dem apicalen Krallenrücken senkrecht auf dem Klebstreifen befestigt werden, so daß Oberseite und Unterseite (s. Abb. 5c) für die Betrachtung zugänglich sind.

- 5b Ausschnitt von Abb. 5a : Streckplatte und Basis von Kralle und Pulvillus dorsal. REM.

Offensichtlich inserieren die verbindenden Membranen nur an den Seitenrändern und am Endrand der oberseits glatten Streckplatte (U) .

- 5c Streckplatte, Empodium und Basis des rechten Pulvillus ventral. REM. Dasselbe Objekt wie in Abb. 5a+b .

Das Pulvillus-Sklerit (PS) ist über ein ventral mit Mikrotrichien besetztes Membranband (Me2) an der Seite der Streckplatte befestigt.

- 5d Isolierte Streckplatte (U) mit Empodium (E) ventral. LM.

Die schräg nach dorsal gerichteten, querverriefen Seiten der Streckplatte lassen in der Mitte eine sehr breite, mit kurzen Trichomen besetzte Zone frei, aus der das Empodium entspringt. An dessen Basis hängt dorsal noch etwas transparente membranöse Kutikula (Me3), die wahrscheinlich die Verbindung zu den Krallenbasen hergestellt hat.

6 Laphria flava L. ♀ (20 mm) (Asilidae)

vgl. Abb. 65 !

6a Rechte Hälfte des Praetarsus lateral, von innen. p3. REM.

Ventralseite (VS) oben gelegen. -

Borsten, linke Krallen und linker Pulvillus sind abpräpariert; von der rechten Krallen (K) ist nur noch die Basis erhalten. Der rechte Pulvillus (P) ist der Länge nach durchgeschnitten.

Das mächtig entwickelte, lateral abgeflachte Empodium (E), das dicht mit Mikrotrichien besetzt ist, ist von der Seite gesehen sichel- oder schwertförmig. Seine Höhe verleiht ihm Stabilität in vertikaler Richtung, was wohl für die Auflage auf der Unterlage wichtig ist (s. 4.7.3.1.) .

6b Praetarsus ventral. p1. LM (Auflicht) .

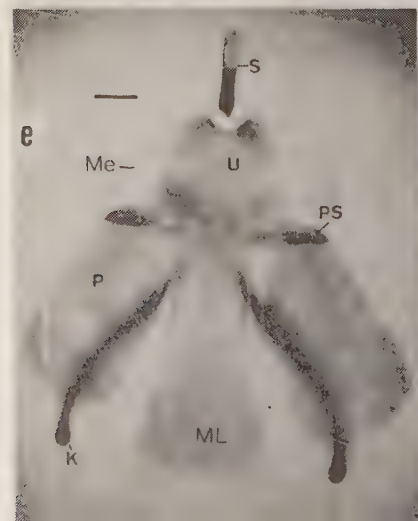
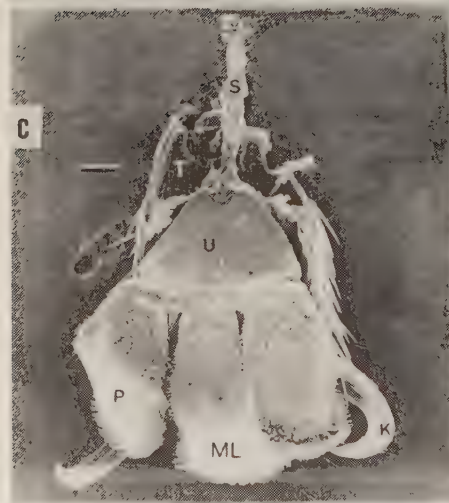
vgl. Abb. 65d+e !

Die ventrale Kutikuladecke des Tarsenendgliedes (T5) ist entfernt, so daß Sehne (S) und Streckplatte (U) frei liegen.

Durch die Pulvillen (P) hindurch schimmern die Pulvillus-Sklerite (PS) und die paarigen dorsalen Versteifungsleisten (VL) als stärker sklerotisierte, braune Gebilde.

6c Basal abgebrochenes Empodium (E) lateral. LM.

Ein Vergleich mit Abb. 6b zeigt deutlich die laterale Abplattung dieses Empodiums. Seine irregulär abgebrochene Basis, an der noch Reste verbindender Membranen (Me) hängen, weist darauf hin, daß es einen direkten, also nicht abgegliederten Fortsatz der Streckplatte darstellt.



- 7 Tabanus bovinus* LOEW ♀ (23 mm) (Tabanidae) :
Praetarsus mit 3 Haftlappen. vgl. Abb. 92c .

- 7a Praetarsus dorsofrontal. pl. REM.

Derselbe Praetarsus wie in Abb. 58 ! -

Borsten vom Tarsenendglied (T) abpräpariert. -

Die Krallen (K), deren Innenseiten (IS) nach vorne gewandt sind, befinden sich hier in einer teilweise eingezogenen Stellung, entsprechend den nach unten geschlagenen Haftlappen.

- 7b Ausschnitt von Abb. 7a : Basis von Krallen (K) und Mediolobus (ML) dorsofrontal.

Die stark verbreiterten Krallenbasen sind proximal durch Membranen (Me) befestigt (vgl. Abb. 58b). Dazwischen ist der basal kompaktere Mediolobus ebenfalls über Membranen eingefügt.

- 7c Isolierter Praetarsus ventral. p3. REM.

Vom dorsalen Tarsalrand (T) sind noch Teile mit abpräpariert.

Die Ventralseite der Krallen (K) ist hier wie bei vielen Diptera furchenartig ausgehöhlt.

- 7d Ausschnitt von Abb. 7c : Krallensehne (S), Streckplatte (U) und Basis der 3 Haftlappen ventral.

Die rautenförmige Streckplatte weist nur eine sehr schmale Mittelzone mit kurzen Trichomen auf. Die übrige Ventralfläche ist schuppenartig strukturiert und geht apicad einigermaßen kontinuierlich in die dicht mit kurzen Trichomen besetzte

membranöse Kutikula (Me) über. Diese bildet wiederum einen fließenden Übergang zur ventralen Oberfläche der Haftlappen.

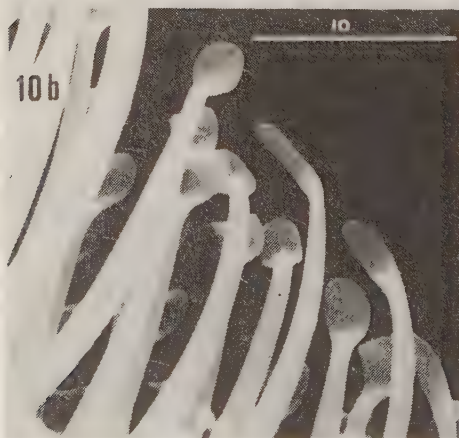
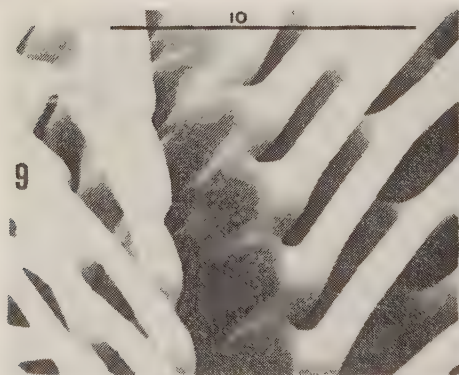
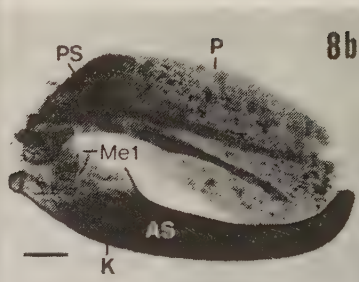
7e Isolierter Praetarsus ventral. p3. LM.

Diese LM-Aufnahme eignet sich vorzüglich zum Vergleich mit der REM-Aufnahme von Abb. 7c . Die Tiefenschärfe ist wesentlich geringer, so daß Oberflächenstrukturen schlecht erkennbar sind. Dafür wird aber die Intensität der Pigmentierung deutlich, die hier im wesentlichen der Stärke der Sklerotisierung entspricht (s. p. 10). So ist vor allem die membranöse Kutikula (Me) an den Seiten und an der Basis der Streckplatte (U) sofort an ihrer Durchsichtigkeit zu erkennen. Sklerotisierte Teile erscheinen im Durchlicht meist umso dunkler, je kompakter sie sind. Daher sind die Sehne (S), die Pulvillus-Sklerite (PS) und insbesondere die Krallen (K) dunkler als die flache Streckplatte, die aber zusätzlich wohl auch etwas schwächer sklerotisiert ist. Ihre Endkante ist an den Seiten als solche erkennbar, während sie in der Mitte offenbar kontinuierlich in membranöse Kutikula übergeht.

7f Haftender Praetarsus ventral. p3. LM (Auflicht).

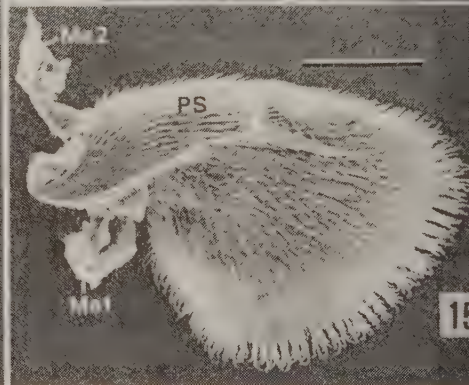
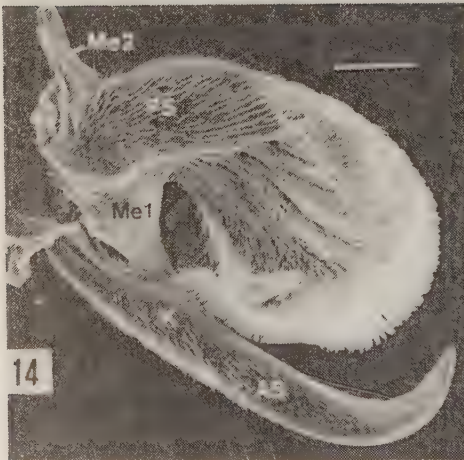
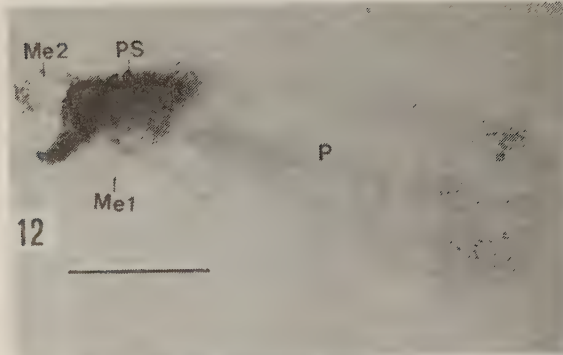
Dieses Foto konnte von einer lebenden Rinderbremse gemacht werden, als sie kopfunter an einer durchsichtigen Plastikwand saß. An diese angepreßt sind nur etwa die apicalen 2/5 der Haftlappen-Fläche. Diese ist durch zahlreiche helle Schmutzpartikel verunreinigt.

Die Krallen (K) sind stark eingezogen und über ihre Senkrechtstellung hinaus nach rückwärts gerichtet.



- 8 Laphria flava L. ♀ (20 mm) (Asilidae) LM.
- 8a Isolierter linker Pulvillus (P) dorsal. p2.
 Das dunkle, stark sklerotisierte Pulvillus-Sklerit (PS), dem noch verbindende Membran (Me) anhaftet, ist basal in einen dorsalen (links) und einen ventralen (rechts) Fortsatz aufgespalten. - Der Haftpulvillus wird bei den Asilidae in der Regel durch 2 derartige sklerotisierte Versteifungsleisten (VL) dorsal verstärkt.
- 8b Isolierter linker Krallen-Pulvillus-Komplex dorsal. p2.
 Das gleiche Motiv zeigt die REM-Abb. 66 ! -
 Die linke Kralle (K) liegt seitlich und ihre Außenseite (AS) ist nach oben gekehrt, so daß das mit dem Pulvillus-Sklerit (PS) verbundene Membranband (Me1) deutlich sichtbar ist.
- 9 Merodon constans ROSSI ♀ (10 mm) (Syrphidae) :
Basen von Hafttrichomen (in Reihenanzordnung). REM.
- 10 Cheilosia canicularis PANZER ♀ (12 mm) (Syrphidae) REM.
- 10a Ausschnitt von der Basis eines Pulvillus ventral.
 Links proximal, rechts distal. -
 Die kurzen, spitz auslaufenden Trichome des nach dorsal gewölbten Pulvillus-Sklerits werden in distaler Richtung - beim Übergang zum Haftpulvillus - zunehmend länger und entwickeln terminal keulige Verdickungen.
- 10b Hafttrichome.
 Der Trichomschaft weist hier eine Längsrille auf, die sich auf der abgebogenen spatelförmigen Endverbreiterung in mehrere flache parallele Längsrillen auffächert.
- 11 Bibio marci L. ♀ (11 mm) (Bibionidae): Hafttrichome. REM.
 Auf dem Trichomschaft verlaufen mehrere feine Längsrillen, die sich auf dem schopfförmigen "Kopf" des Hafttrichoms etwas aufzweigen.

Pulvillus



12-15 Abpräparierte Pulvillen.

Am Pulvillus-Sklerit (PS), das mit seiner verjüngten Basis + stark nach innen abgebogen ist, hängen hier jeweils noch Teile der verbindenden Membranen: Das i n n e n ansetzende Membranband (Me1) stellt die Verbindung zu den Krallenbasen her; das a u ß e n ansetzende Membranband (Me2) verbindet das Pulvillus-Sklerit mit der Streckplatte.

Auch bei den REM-Aufnahmen ist das Pulvillus-Sklerit noch ohne weiteres vom Haftpulvillus zu unterscheiden, und zwar durch seine mittellangen Trichome und die dazwischen liegende glatte Kutikula.

- 12 Empis tesselata F. ♀ (10 mm) (Empidae) :

Rechter Pulvillus (P) ventral. p1. LM.

Diese LM-Aufnahme zeigt, daß die membranöse Kutikula (Me1, Me2) im allgemeinen durchsichtig ist.

- 13 Episyrphus balteatus DE GEER (10 mm) (Syrphidae) :

Rechter Pulvillus dorsal. REM.

An das Pulvillus-Sklerit schließt sich hier eine erhabene Mittelzone mit gekörnter und gerillter Oberfläche an, wie sie bei vielen Syrphidae in $\pm$ ausgeprägter Form vorkommt. Daran setzen offensichtlich unmittelbar die z.T. gegabelten Hafttrichome mit ihren stark verlängerten Schäften an.

- 14 Myathropa florea L. (12 mm) (Syrphidae) :

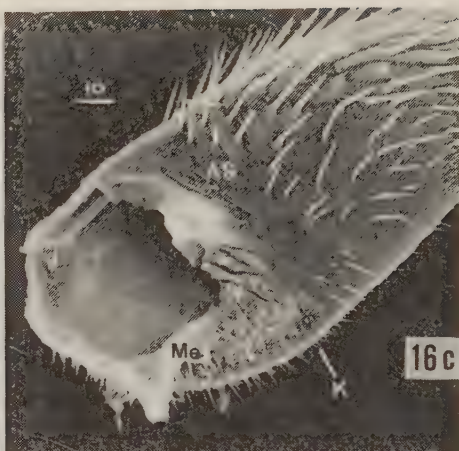
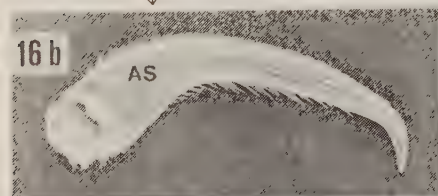
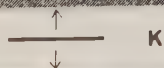
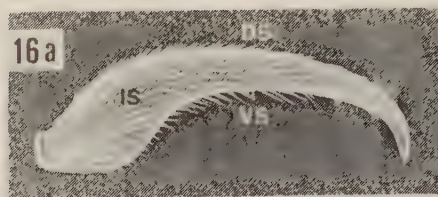
Linker Krallen-Pulvillus-Komplex dorsal. REM.

Die Kralle (K) liegt etwa lateral und mit der Außenseite (AS) nach oben. Dadurch kommt das breite, hier etwas zerrissene Membranband (Me1) und dessen Ansatz an der Innenseite des Pulvillus-Sklerits (PS) gut zur Geltung.

- 15 Eristalis tenax L. ♀ (15 mm) (Syrphidae) :

Linker Pulvillus dorsal. p3. REM.

Bei dieser Art, die mit *Myathropa florea* nahe verwandt ist, zeigt der Pulvillus auch eine sehr ähnliche Oberflächenstruktur: Zahlreiche kurze Trichome sowie $\pm$ parallele und divergierende Längsrillen, die hier allerdings mehr miteinander vernetzt sind.



- 16 Sicus ferrugineus L. (9 mm) (Conopidae) :
2 isolierte Krallen (K) desselben Tarsus lateral. p2. REM.

16a Linke Kralle von innen.

Die Oberfläche der Krallen ist generell $\frac{+}{-}$ ausgedehnt mit Trichomen besetzt.

16b Rechte Kralle von außen.

16c Ausschnitt von Abb. 16b : Krallenbasis von außen.

Die sklerotisierte Kutikulawand der Kralle reicht an der Außenseite (AS) nicht bis zur äußersten Krallenbasis. In der so gebildeten flachen Aushöhlung inseriert die verbindende membranöse Kutikula (Me), die hier zum größten Teil abpräpariert werden konnte, so daß basal die glatte Innenwand der Innenseite der Kralle sichtbar ist.

Die Kralle sitzt wohl nur mit dem basalen Rand dieser Aushöhlung am Krallenhöcker an (vgl. Abb. 18) .

- 17 Pipiza quadrimaculata PANZER ♀ (7 mm) (Syrphidae) :
Praetarsen mit unterschiedlicher Krallenstellung. REM.

Empodium (E) kurz und daher kaum sichtbar. -

Bei senkrechter Krallenstellung ist die Innenseite (IS) der Kralle jeweils der anderen Kralle zugewandt (s. Abb. 17c, 25e+f) bzw. nach vorne (distal) gerichtet (s. Abb. 17b, 18); die Außenseite (AS) ist dann nach außen und hinten (rückwärts) gewandt: s. Abb. 25f+g, 26b+c .

Bei waagrechter Krallenstellung liegt dagegen die Innenseite oben, die Außenseite unten: s. Abb. 17a, 24f, 25a+c .

17a Gestreckter Praetarsus dorsal (Ruhestellung) .

Die Krallen (K) liegen weitgehend waagrecht.

17b Eingezogener Praetarsus frontal (Haftstellung) .

Die Pulvillen (P) sind stark nach unten geschlagen und die Krallen stehen senkrecht.

17c Praetarsus mit etwa senkrecht gestellten, einhakenden Krallen.

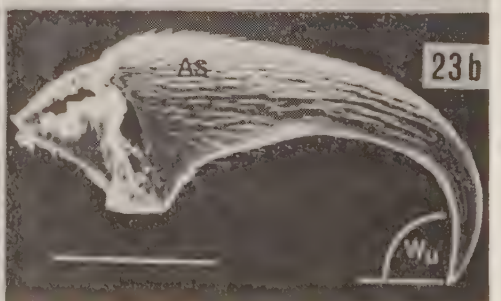
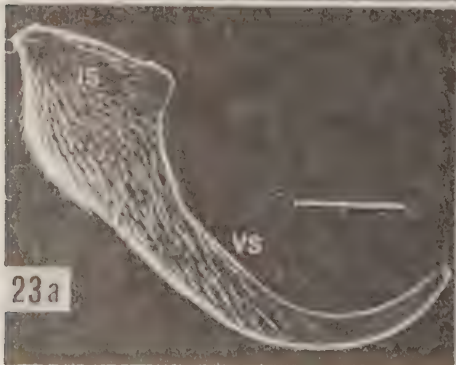
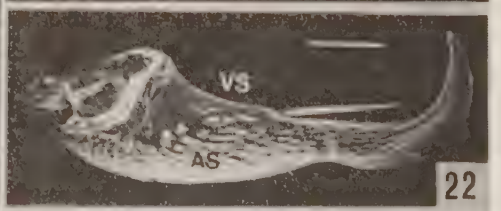
Hier sind die Krallen bei der Präparation erst im getrockneten Zustand zur Mitte gebogen worden. Daher ist die zu den Pulvillen führende Membran (Me1) nahe der rechten Krallenbasis gerissen. -

Eine solche Krallenstellung kann bei der lebenden Fliege dann entstehen, wenn die Krallen in die Unterlage einhaken und der Praetarsus sich dann etwas nach proximal bewegt, so daß der Krallenwinkel enger wird.

18 Meliscaeva cinctella ZETTERSTEDT ♂ (9 mm) (Syrphidae):
Eingezogener Praetarsus dorsal. REM.

Die Krallen stehen senkrecht, so daß ihre Dorsalseiten (DS) oben liegen, ihre Innenseiten (IS) nach vorne gewandt sind, ihre Spitzen nach unten stehen und der Krallenwinkel fast 180° beträgt.

Ein großer Teil der verbindenden Membran (Me1) zwischen den Basen von Krallen und Pulvillus ist hier blasenartig gewölbt.



19-23 REM-Aufnahmen von isolierten Krallen in verschiedener Lage.

Die Krallenbasis liegt jeweils links. -

Außenseite (AS) und Innenseite (IS) sind stets bezeichnet.

Die Lage von Dorsalseite (DS) und Ventralseite (VS) ist aus der Krümmung der Krallen ersichtlich.

19 Calliphora vomitoria* L. ♂ (10 mm) (Calliphoridae) :

2 Krallen desselben Vordertarsus lateral.

19a Rechte Kralle von innen.

Sehr häufig reicht der Trichombesatz der Krallen wie hier nicht bis zu ihrer Spitze.

19b Linke Kralle von außen.

19c Ausschnitt von Abb. 19b : Krallenbasis von außen.

Der äußeren Basis einer abpräparierten Kralle haften normalerweise solche Reste membranöser Kutikula (Me) an. Dadurch wird die Basis verschleiert und liegt nicht so frei wie in Abb. 16b+c .

19d Ausschnitt von Abb. 19a: Spitze der rechten Kralle von innen.

Bei den meisten Krallen finden sich am Ende derartige Längsrillen. Sie haben wohl die gleiche Bedeutung wie die Rillen der Pulvillus-Oberseite (s. 4.9.2.2.), d.h. sie dienen vermutlich zum gerichteten Lipid-Transport an den Ort des größten Lipid-Verbrauchs; das ist die Krallenspitze, die mit der Unterlage in Berührung kommt.

- 20 Calliphora vicina ROBINEAU-DESVOIDY ♂ (10 mm)
 (Calliphoridae) : Linke Kralle ventral. p1.

Die Ventralseite (VS) der Krallen ist am Praetarsus im allgemeinen durch die Haftlappen verdeckt. Die Außenseite (AS) ist an den Membranresten (Me) zu erkennen. -

Die Krallenbasis ist ventral und dorsal gesehen verschmälert (vgl. Abb. 18, 16b), so daß die bei eingezogenem Praetarsus senkrecht gestellten Krallen relativ nahe am Tarsalrand stehen können.

- 21 Chaoborus spec. ♂ (Chaoboridae) :
Linke Kralle von innen. p1.

- 22 Coenomyia ferruginea SCOPOLI ♂ (17 mm) (Coenomyiidae):
Linke Kralle von außen. p3.

Diese Kralle zeigt 2 selten vorkommende Besonderheiten, deren Bedeutung nicht erklärt werden kann: Eine dorsale Einbuchtung und ein langes ventrales Trichom*.

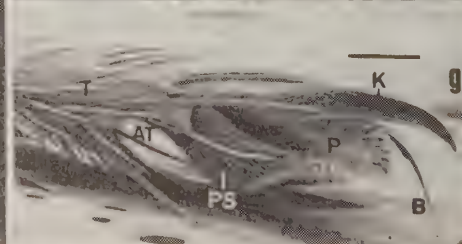
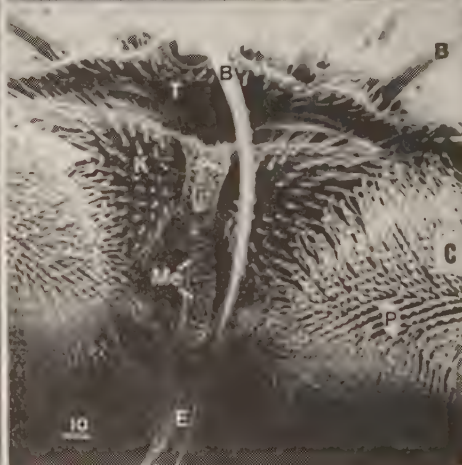
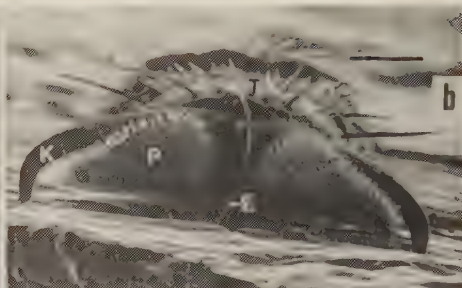
- 23 Rhagio scolopacea L. (11 mm) (Rhagionidae) :
Krallen mit lateral besonders stark verbreiteter Basis.

- 23a Rechte Kralle von innen. ♂. p2.
 23b Rechte Kralle von außen. ♀. p3.

W_u = Winkel der Kralle zur Unterlage. -

Die apicalen Längsrillen sind hier wie bei vielen Diptera (z.B. Abb. 22) miteinander vernetzt. -

In Abb. 23a ist die Vergrößerung geringer als in Abb. 23b. Daher sind die Krallen offenbar beim ♂ (bzw. p2 ?) länger und dünner als beim ♀ (bzw. p3 ?) .



24 Eristalis tenax L. ♀ (15 mm) (Syrphidae) :

Unpräparierte Praetarsen in verschiedener Stellung
und Ansicht. REM.

Obwohl es sich hier um getrocknete Präparate handelt, entsprechen diese Praetarsen-Stellungen nach eigenen Lebendbeobachtungen wohl in etwa den bei der lebenden Fliege vorkommenden Stellungen. Während jedoch die Fliege die Praetarsen-Stellung durch $\pm$ starken Zug an der Krallensehne verändert, wird bei der Trocknung der Praetarsen der gleiche Effekt zumindest teilweise durch $\pm$ starke Schrumpfung der verbindenden membranösen Kutikula erreicht.

24a Eingezogener Praetarsus dorsal. pl.

Die Pulvillen (P) sind weit auseinander gerichtet.

Die Krallen (K) stehen senkrecht, so daß ihre Dorsalseiten (DS) oben liegen; ihre Spitzen haken in die Unterlage ein.

24b Derselbe Praetarsus wie in Abb. 24a, frontal.

Die Pulvillen (P) sind hier wohl durch den Trocknungsprozeß distal nach oben gebogen. Sie müßten bei diesem eingezogenen Praetarsus weit nach unten stehen (vgl. Abb. 17b), und zwar weiter noch als das schräg nach unten gerichtete Empodium (E) .

24c Ausschnitt von Abb. 24b : Basis der Krallen (K) frontal.

Zwischen den Krallenbasen befindet sich eine offenbar schlaaffe membranöse Kutikula (Me), die mit Mikrotrichien besetzt ist.

24d Eingezogener Praetarsus ventral. p2.

Dieser Praetarsus ist nicht ganz so stark eingezogen wie der in Abb. 24a . Aber auch hier stehen die ventral gefurchten Krallen (K) weitgehend senkrecht und die Pulvillen (P) weit auseinander. Die Streckplatte ist ins Tarsenendglied (T) eingeschoben: vgl. im Gegensatz dazu Abb. 4a !

24e Eingezogener Praetarsus lateral. p3.

Dieser Praetarsus ist etwa so stark eingezogen wie der in Abb. 24d . Durch den Trocknungsprozeß sind die biegsamen Seitenränder der Pulvillen (P) nach oben gebogen. Im übrigen aber dürfte dieses Foto dem natürlichen Bild eines haftenden Praetarsus entsprechen. Krallen (K) und Pulvillus-Sklerite (PS) stehen ziemlich steil nach unten.

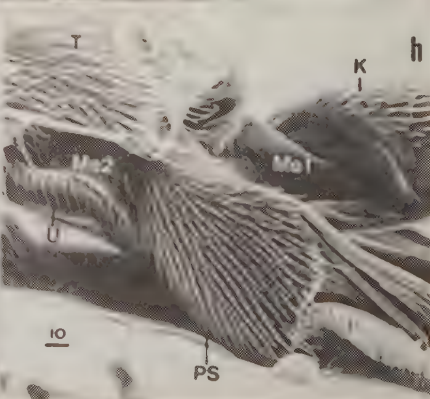
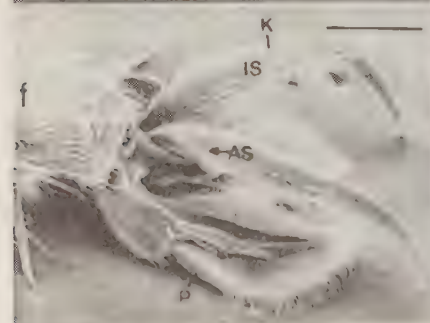
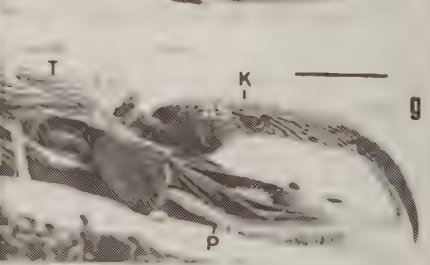
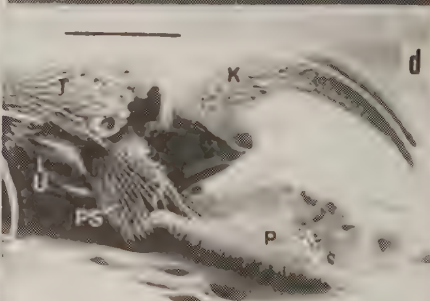
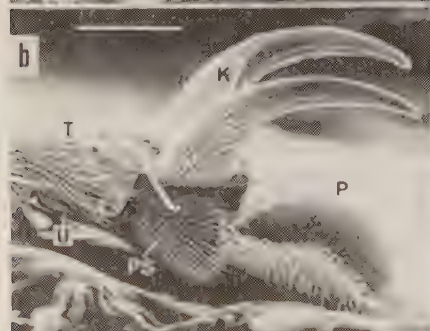
24f Gestreckter Praetarsus dorsal. p3.

Die Pulvillen liegen eng nebeneinander und die Krallen befinden sich in fast waagrechter Stellung, so daß ihre Innenseiten (IS) oben liegen, - eine bei sehr vielen Fliegen vorkommende Ruhestellung.

24g Derselbe Praetarsus wie in Abb. 24f, lateral.

Die Krallen sind von der Unterlage abgehoben.

Die Pulvillen (P) sind nach vorne gerichtet und berühren die Unterlage kaum. Die am weitesten herabreichenden Pulvillus-Sklerite (PS) stehen schräg nach vorne und lassen den ventralen Ausschnitt (AT) des Tarsenendgliedes (T) frei: vgl. im Gegensatz dazu Abb. 24e ! - Die ventralen Borsten des Tarsenendgliedes setzen auf der Unterlage auf.



- 25 Calliphora vicina ROBINEAU-DESVOIDY (10 mm)
 (Calliphoridae) : 3 unterschiedlich stark gestreckte
Praetarsen in dorsaler und lateraler Ansicht. REM.

Lange Borsten auf der Oberseite des Tarsenendgliedes (T) sind zum größten Teil entfernt. - Bezüglich Trocknungseffekten gilt dasselbe wie bei Abb. 24 .

Krallenwinkel W_k s. Abb. 25c !

- 25a Praetarsus dorsal, in extrem gestreckter Stellung. p2. ♀.

Krallenwinkel ca. 160° . -

Die Innenseite (IS) der Krallen (K) ist nach oben gewandt.

- 25b Derselbe Praetarsus wie in Abb. 25a, lateral.

Im Vordergrund sind Unebenheiten des Klebstreifens sichtbar, auf dem der Tarsus aufliegt. - Die Tiefenschärfe des REM-Bildes läßt den Abstand zwischen den Krallenspitzen viel geringer erscheinen als er ist.

Die an ihrer typischen Querriefung erkennbare Streckplatte (U) liegt ventral - soweit erkennbar - völlig frei.

Das große Pulvillus-Sklerit (PS) berührt die Unterlage.

- 25c Praetarsus dorsal, in stark gestreckter Stellung. p1. ♀.

Der Krallenwinkel W_k , der hier ca. 130° beträgt, ist durch weiße gestrichelte und schwarze Linien eingezeichnet.

- 25d Derselbe Praetarsus wie in Abb. 25c, lateral.

Die Streckplatte (U) ist hier ein wenig weiter ins Tarsenendglied eingeschoben und die Pulvillus-Sklerite (PS) stehen steiler nach unten als in Abb. 25b .

25e-g Ein und derselbe Praetarsus dorsal, dorsolateral und lateral, in natürlicher Ruhestellung
(mittelstark gestreckt). pl. ♂. s. 4.12.2.2.

Krallenwinkel ca. 70° .

Die Krallenspitzen und die Pulvillen (P) wurden bei der Präparation etwas näher der Unterlage angelegt.

DS = Dorsalseite. AS = Außenseite. IS = Innenseite.

Bei Abb. 25f ist AS mehr im basalen Bereich (Pfeil), DS mehr im apicalen Bereich der Kralle sichtbar.

Auf der Oberseite des rechten Pulvillus kann man deutlich die erhabene zentrale und die flache periphere Zone erkennen (s. p. 71 und Abb. 89d).

Das borstenförmige Empodium (E) liegt in dieser Stellung der Unterlage auf.

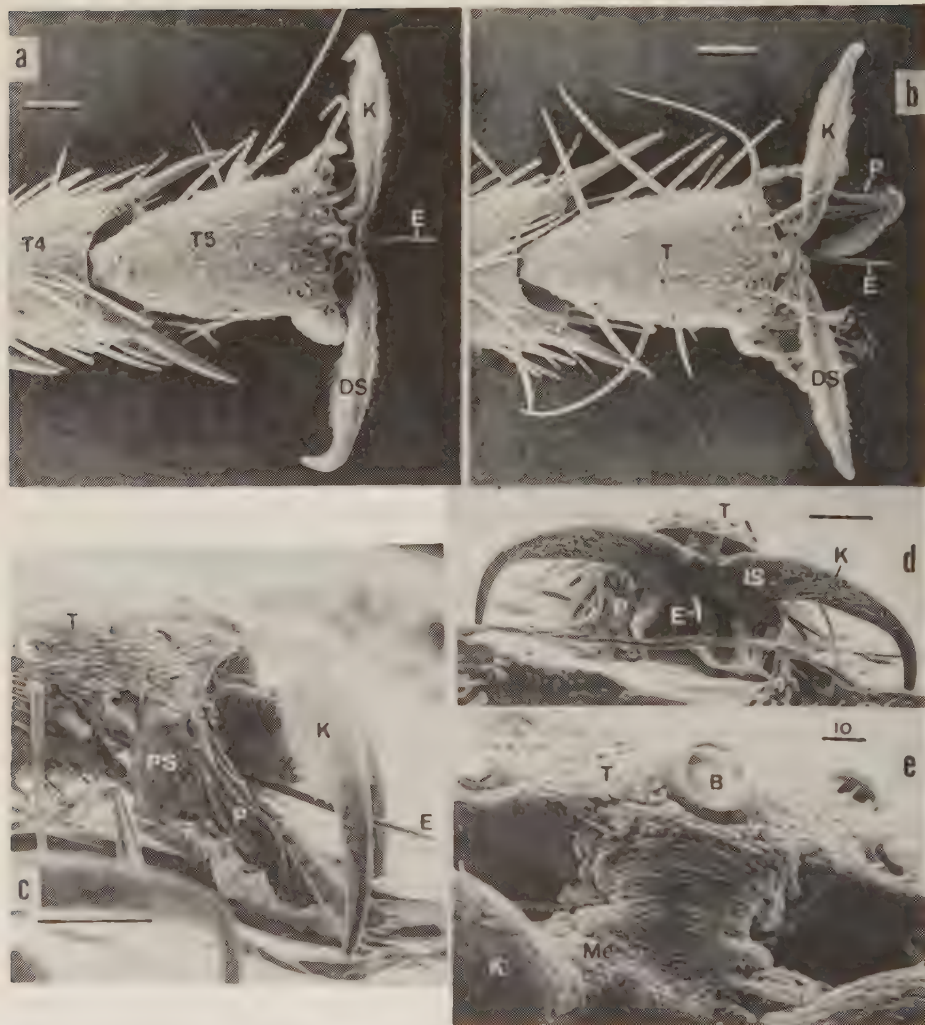
25h Ausschnitt von Abb. 25g : Basis des Praetarsus lateral.

Die quergerleiften Seiten der Streckplatte (U) sind schräg nach oben gebogen, so daß sie lateral - wenn auch nicht in voller Breite - sichtbar sind. Darüber befindet sich eine mit kurzen Trichomen besetzte Membran (Me2), die Streckplatte und Pulvillus-Sklerit (PS) verbindet.

Das Pulvillus-Sklerit liegt sohlenartig auf der Unterlage auf (s. p. 80).

Eine oberflächlich gekörnte und gefältelte Membran (Me1) verbindet die äußere Krallenbasis mit der inneren Pulvillenbasis.

Die Trichome auf Pulvillus-Sklerit und Kralle (K) sind an ihrer "kontinuierlichen" Basis als solche erkennbar (vgl. 4.2.2.).



- 26 Calliphora vicina ROBINEAU-DESVOIDY ♂ (10 mm)
 (Calliphoridae) : 2 unterschiedlich stark eingezogene
Praetarsen. REM.

Lange Borsten des Tarsenendgliedes (T bzw. T5) sind entfernt. - Krallenwinkel vgl. Abb. 25c .

- 26a Praetarsus dorsal, in stark eingezogener Stellung. p2.

Krallenwinkel ca. 180° . - Die Krallen (K) sind hier ein wenig über die senkrechte Stellung hinaus nach rückwärts gerichtet und haken mit ihren Spitzen in die Unterlage ein.

Die Pulvillen sind stark nach unten geschlagen.

- 26b-d Ein und derselbe Praetarsus dorsal, lateral und frontal,
in mittelstark eingezogener Stellung. p2.

Krallenwinkel ca. 150° . - Hier liegt die Streckplatte im Innern des Tarsenendgliedes (T) und das Empodium (E) ist von der Unterlage abgehoben (s. p. 55). Die Pulvillus-Sklerite (PS) stehen fast senkrecht nach unten, so daß die Pulvillen (P) zumindest mit ihrem apicalen Drittel der Unterlage angedrückt sind.

Die senkrecht gestellten Krallen (K) sind gespreizt und wirken als 2 seitliche Haken gegen die Unterlage.

Abb. 26d zeigt die Krallen von ihrer Innenseite (IS) und als hellen Strich ventral dazwischen das Empodium (E).

- 26e Ausschnitt von Abb. 26d : Dorsaler Bereich zwischen den
Krallenbasen frontal.

Membranöse Kutikula (Me) mit runzeliger Oberfläche verbindet die Basis der Krallen (K) dorsal mit dem Tarsenendglied (T). Dessen Oberseite trägt viele kleine Trichome und den Basalring der abpräparierten starken medianen Endborste (B).

5. Beschreibung der Praetarsen der untersuchten Arten

5.1. Artenliste (Tab. 1)

Die systematische Einordnung und Reihenfolge der Arten erfolgte nach dem System von HENNIG (1973), vgl. Tab. 2 . Davon ausgehend wurden von allen "wichtigeren" ("größeren") Familien eine oder mehrere Arten für die Präparation ausgewählt.

Eine Übersicht über alle Abbildungen (Abb. 1-91) von Praetarsen der mit REM und LM untersuchten sowie aus der Literatur übernommenen Arten (Skizzen) gibt die folgende Tabelle in systematischer Reihenfolge:

Tab. 1 : Untersuchte Arten.

F a m i l i e / A r t	Abbildungsnummer		
	REM	LM	Skizzen
<u>Ordo M e c o p t e r a</u>			
P a n o r p i d a e			
Panorpa communis LINNAEUS 1758	27a+b	d-1	M32
Panorpa rufescens RAMBUR			27c
<u>Ordo D i p t e r a</u>			
<u>Subordo Nematocera</u>			
T r i c h o c e r i d a e			
Trichocera hiemalis* DE GEER 1776	28a	b-f	
Trichocera regelationis LINNAEUS 1758			M68

F a m i l i e / A r t	Abbildungsnummer		
	REM	LM	Skizzen
T i p u l i d a e			
Tipula spec.	29c+c'	a+b d-f	
Tipula paludosa* MEIGEN 1804	30a-c	d+e	
Tipula fulvipennis DE GEER 1776	31a-c		
Ctenophora flaveolata FABRICIUS 1794			M61+62
C y l i n d r o t o m i d a e			
Phalacroceras replicata LINNAEUS 1758			Textfig. 17a-c
Cylindrotoma distinctissima MEIGEN 1818			M64
L i m o n i i d a e			
Limonia quadrimaculata LINNAEUS 1736	32		
Limonia quadrinotata MEIGEN 1818			M70
Pedicia rivosa LINNAEUS 1758			M65+66
P t y c h o p t e r i d a e			
Ptychoptera contaminata* LINNAEUS 1758	33a-c	d+e	
Ptychoptera albimana FABRICIUS 1787			M71-73
P s y c h o d i d a e			
Pericoma* spec.	34		
Pericoma* spec.		35	
Psychoda sexpunctata CURTIS			M94
D i x i d a e			
Dixa nigra STAEGER 1840			M93
C h a o b o r i d a e			
Chaoborus spec.	21 36a+b		
Chaoborus crystallinus DE GEER 1776 (= Corethra plumicornis F.)			M92

F a m i l i e / A r t	Abbildungsnummer		
	REM	LM	Skizzen
C u l i c i d a e			
Aëdes sticticus** MEIGEN 1838	37		
Theobaldia annulata SCHRANK 1776 (= Culex annulatus SCHRANK)			M90+91
Culex pipiens LINNAEUS 1758			M88+89
S i m u l i d a e			
Boophthora** sericata MEIGEN 1830	38		
Wilhelmia lineata* MEIGEN 1804		39a+b	
C e r a t o p o g o n i d a e			
Forcipomyia spec.	40a+b		
C h i r o n o m i d a e			
Fleuria lacustris KIFFER 1924	41a+b		
Microtendipes pedellus DE GEER 1776	42		
Chironomus rufipes LINNAEUS 1758			M85
Metriocnemus albolineatus MEIGEN			M86
Clinotanytus nervosus MEIGEN 1818 (= Tanytus nervosus MEIGEN)			M87
Glyptotendipes viridis MACQUART 1834 (= Chironomus viridis MACQUART)			43
Ceratolophus fermoratus MEIGEN			44
A n i s o p o d i d a e			
Syvicola fenestralis* SCOPOLI 1763 (= Rhyphus fenestralis SCOPOLI)	45a+b	c	M106
B i b i o n i d a e			
Philia febrilis LINNAEUS 1758 (= Dilophus vulgaris MEIGEN)	46a-c	d+e	M105
Bibio marci LINNAEUS 1758	11 47a-c	d	
S c a t o p s i d a e			
Scatopse spec.	48		
Scatopse notata LINNAEUS 1758			M103
Aspistes berolinensis MEIGEN 1818			M104

F a m i l i e / A r t	Abbildungsnummer		
	REM	LM	Skizzen
C e c i d o m y i i d a e			
Rhabdophaga rosaria LOEW (= Cecidomyia rosaria LOEW)			M77
D i t o m y i i d a e			
Ditomyia fasciata MEIGEN 1818	49		
M y c e t o p h i l i d a e			
Mycetophila spec.			M75
S c i a r i d a e			
Bradysia rufescens - Gruppe	50		
Lycoria thomae LINNAEUS (= Sciara thomae L.)			M76
<u>Subordo Brachycera</u>			
C o e n o m y i i d a e			
Coenomyia ferruginea SCOPOLI 1763	22 51a+b		
S t r a t i o m y i d a e			
Stratiomya chamaeleon LINNAEUS 1758	52a+b		
Stratiomya furcata FABRICIUS 1794			M107
Chloromyia formosa SCOPOLI 1763	53a+b		
R h a g i o n i d a e			
Rhagio scolopacea LINNAEUS 1758	23a+b 54a+b		
T a b a n i d a e			
Haematopota pluvialis LINNAEUS 1761	55a+b		
Tabanus bromius* LINNAEUS 1761	56		
Tabanus atratus FABRICIUS			57a+b
Tabanus bovinus* LOEW 1858	58a-d 7a-d	3a+b 7e+f	
B o m b y l i i d a e			
Bombylius major LINNAEUS 1758	59a+b	c+d	e
Villa circumdata** MEIGEN 1820	60a+b		
Villa spec.		61	
Cytherea holosericea FABRICIUS 1794	62		

F a m i l i e / A r t	Abbildungsnummer		
	REM	LM	Skizzen
T h e r e v i d a e			
Thereva nobilata FABRICIUS 1775	63a-c		
Psilocephala eximia MEIGEN 1820			64
S c e n o p i n i d a e			
Scenopinus fenestralis LINNAEUS 1761			M119
A s i l l i d a e			
Laphria flava LINNAEUS 1767	6a 65a-e	b+c 8a+b	
Laphria marginata LINNAEUS 1758	66		
Mallophora scopifer			67
Diogmites umbrinus LOEW			68
Leptogaster cylindrica DE GEER 1776	69a+b	c+d	e-g
E m p i d a e			
Empis tessellata FABRICIUS 1794	70a+b	12 c	M122
Bicellaria spuria FALLÉN 1816 (= Cyrtoma spuria FALLÉN)			M121
Atalanta wesmaeli MACQUART 1835	71a-c	d	
D o l i c h o p o d i d a e			
Dolichopus unguatus LINNAEUS 1758 (= Dolichopus aeneus DE GEER)	72a+b	c-e	M120
Medetera spec.	73		
L o n c h o p t e r i d a e			
Lonchoptera fallax** DE MEIJERE 1906	74a-c		
Lonchoptera lutea PANZER 1824			M123
P l a t y p e z i d a e			
Platypeza fasciata MEIGEN 1804 (= Platypeza fasciata FABRICIUS 1805)			M124
P h o r i d a e			
Phora spec.			M126

F a m i l i e / A r t	Abbildungsnummer		
	REM	LM	Skizzen
D o r y l a i d a e			
Dorylas haemorrhoidalis** ZETTERSTEDT 1838	75		
S y r p h i d a e			
Myathropa florea LINNAEUS 1758	14	2	
Eristalis tenax LINNAEUS 1758	4a-f 15 24a-g		
Merodon constans ROSSI 1794	9 76a+b		
Cheilosia canicularis PANZER 1801	10a+b		
Episyrphus balteatus DE GEER 1776	13		
Pipiza quadrimaculata PANZER 1802	17a-c		
Meliscaeva cinctella ZETTERSTEDT 1843	18		
Xylota segnis LINNAEUS 1758	77a+b		
Xylota sylvarum LINNAEUS 1758	78a-d		
Sphaerophoria scripta LINNAEUS 1758	79a+b		
Eristalis pertinax SCOPOLI 1763	80		
Helophilus trivittatus FABRICIUS 1805	81		
Volucella zonaria PODA 1761	82a+b		
C o n o p i d a e			
Sicus ferrugineus LINNAEUS 1761	16a-c 83a,c-e	b	
U l i d i i d a e			
Physiphora demandata FABRICIUS 1798	84		
D r y o m y z i d a e			
Neuroctena anilis FALLÉN 1820	85a-c		
E p h y d r i d a e			
Scatella stagnalis FALLÉN 1813			M131
Teichomyza fusca MACQUART 1835			86

F a m i l i e / A r t	Abbildungsnummer		
	REM	LM	Skizzen
H i p p o b o s c i d a e			
Melophagus ovinus LINNAEUS 1761			Textfig. 9a
Stenepteryx spec.			Textfig. 9b
Crataerhina pallida LATREILLE 1812	87a+b d+e g+h	c f	
M u s c i d a e			
Mesembrina mustacea LINNAEUS 1761	88a+b		
C a l l i p h o r i d a e			
Calliphora vomitoria* LINNAEUS 1758	19a-d		
Calliphora vicina ROBINEAU-DESVOIDY 1830	1a+b 5a-c 20 25a-h 26a-e 89a,c+d	c d b	
S a r c o p h a g i d a e			
Sarcophaga carnaria* LINNAEUS 1758	90a-f		
T a c h i n i d a e			
Nowickia ferox PANZER 1809	91a-d		

5.2. Zahlen der Familien, Arten und Abbildungen

5.2.1. Zahl der Familien

- Zahl der untersuchten Diptera-Familien: 43
(von insgesamt 144 Diptera-Familien bei HENNIG 1973)
 - davon Nematocera: 19 (insgesamt 35)
 - davon Brachycera: 24 (insgesamt 109, davon 65 Acalyptratae)
- Zahl der nur mit Abbildungen aus der Literatur erfaßten Familien: 8 .

5.2.2. Zahl der Arten

- Zahl der selbst untersuchten Arten: 66
 - davon Nematocera: 21
 - davon Brachycera: 44 (davon Syrphidae: 13)
 - davon nur bis zur Gattung bestimmt: 9
- Zahl der aus der Literatur entnommenen Arten: 42
 - davon Nematocera: 24
 - davon Brachycera: 16
- Zahl der Arten, die selbst untersucht wurden und zugleich in der Literatur vorkommen: 6
- Gesamtzahl der Arten: 66 + (42-6) = 102 .

5.2.3. Zahl der Abbildungen (1-92)

- Zahl der Fototafeln: 53
- Zahl der Seiten mit Strichzeichnungen: 6
- Zahl der Seiten mit Abbildungen: 59
- Zahl der eigenen Abbildungen: 242
 - davon REM: 178 Fotos
 - davon LM: 56 Fotos
 - davon Skizzen: 8
- Zahl der aus der Literatur entnommenen Abbildungen: 55
 - aus DE MEIJERE (1901): 37 (von insgesamt 75
Diptera-Abbildungen)
 - aus anderer Literatur: 18
- Gesamtzahl aller Abbildungen: $242 + 55 = \underline{\underline{297}}$.

5.3. Beschreibung der abgebildeten Praetarsen

(vgl. p. 19-22)

Die Beschreibung der einzelnen Praetarsen erfolgt an Hand von A b b i l d u n g e n . Es handelt sich dabei hauptsächlich um REM-Aufnahmen. Aber auch viele LM-Fotos und aus der Literatur entnommene Strichzeichnungen finden Verwendung (s. p. 156) .

Die Praetarsen werden vor allem in Ventral- und Dorsalansicht, seltener in Lateralansicht abgebildet.

Wegen der großen Zahl der untersuchten Arten konnten nur relativ wenig zusätzliche Fotos gebracht werden, etwa von Detailausschnitten oder von präparativ isolierten praetarsalen Teilen (z.B. Pulvillen, Krallen-Pulvillus-Komplexe, Streckplatten) . Wo es aber zum Verständnis des Praetarsus notwendig erschien, wurde auf solche abpräparierten Teile nicht verzichtet.

Die Praetarsen sitzen bei den meisten Fotos am Tarsenendglied an und befinden sich in $\pm$ natürlicher Stellung. Völlig freipräparierte bzw. isolierte Praetarsen sind nur bei einem kleineren Teil der Arten abgebildet.

Ordo Mecoptera (= Schnabelfliegen)

Bei dieser Ordnung trägt der Praetarsus wie bei vielen Insektenordnungen (s. 7.6.1.) einen ventral glatten mittleren Haftlappen, ein Arolium (s. 4.8.), das allerdings bei einigen Gruppen der Mecoptera reduziert ist (s. Tab. 2).

Subordo Eumecoptera

Panorpidae

Abb. 27: Panorpa communis L. (18 mm); - außer Abb. 27c -

Es besteht allgemein große Ähnlichkeit mit den Praetarsen der Hymenoptera (s. PFAU 1979), der Lepidoptera (s. ZIEGMANN 1983) und der Tipulomorpha (s. Abb. 29-31, 92a).

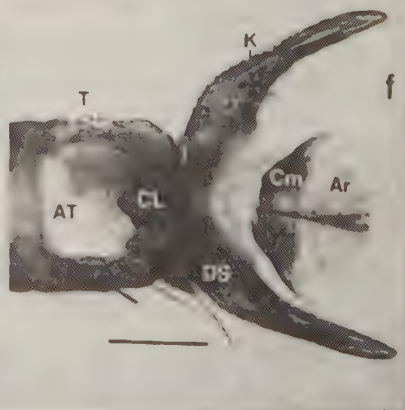
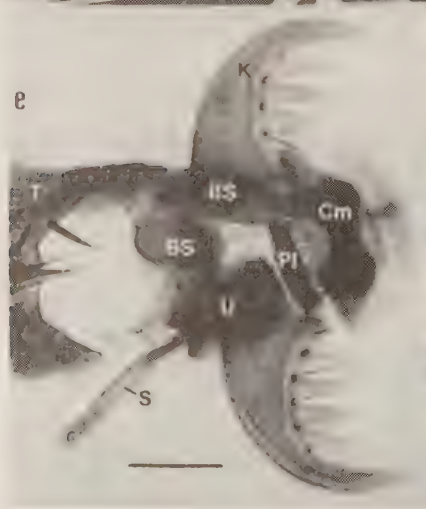
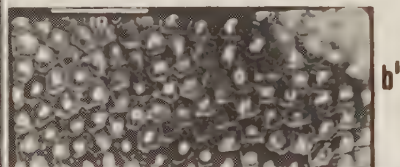
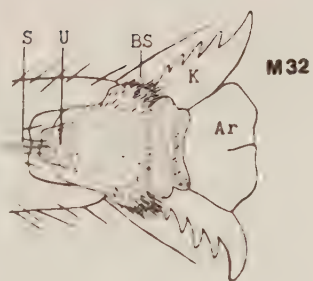
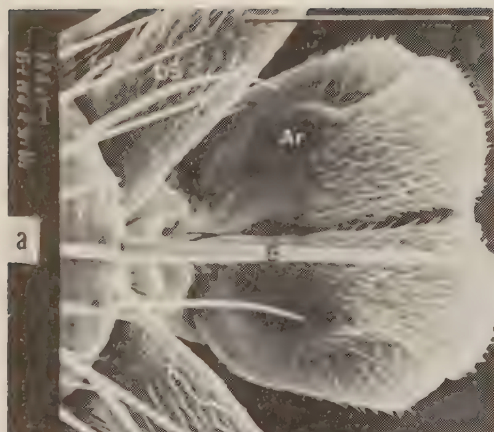
Zusammensetzung des Praetarsus von distal nach proximal:

Median, unpaar:

- Arolium (Ar) mit basalem Camerasklerit (Cm)
- Bereich biegsamer Membran (Me; = Strecksohle)
- Plantasklerit (Pl; ein Quersklerit)
- Streckplatte (U)
- Krallensehne (S) .

Lateral, paarig :

- 2 Krallen (K)
- 2 Basungualsklerite (BS) an den Basen der Krallen .



27 Panorpa communis L.

27a Praetarsus dorsal. REM.

Das unpaare mediane A r o l i u m (Ar) weist auf der Oberseite eine eingesenkte M i t t e l f u r c h e auf, die - ebenso wie die kurzen Trichome der apicalen Hälfte des Aroliums - auch bei Hymenoptera und Tipulidae vorkommt. Sie ist parietal wohl leicht sklerotisiert (s. Abb. 27d+f+g) und dient somit wohl zur Versteifung des Aroliums. Außerdem kann sie wahrscheinlich als "Zuflußkanal" und Reservoir für Adhäsionslipid interpretiert werden (HASENFUSS: Mündl.Mitt. 1982; s. 4.9.2.2.).

Die besonders lange mediane Borste (B) am oberen Ende des Tarsenendgliedes (T) tritt ganz allgemein auch bei Diptera auf. - Die mit Trichomen besetzten Krallen (K) stehen hier etwa senkrecht, so daß ihre Dorsalseite (DS) oben liegt.

27b Praetarsus ventral. REM. vgl. Abb. M32, 27c-j.

Das Arolium (Ar) trägt - im Gegensatz zum Mediolobus (s. 4.8.1.) - definitionsgemäß auf seiner glatten ventralen Oberfläche keine Trichome. Es beginnt mit einem etwas bogenförmigen Sklerit, das HOLWAY (1935) als C a m e r a (Cm) bezeichnet und als homologe Bildung auch bei Trichoptera, Lepidoptera und Hymenoptera findet. Es ist im REM als Sklerit nicht zu erkennen, wohl aber beim lichtmikroskopischen Präparat (schwarzbraun): s. Abb. 27c-i. Der Oberflächenbereich unterhalb des Camerasklerits erscheint hier körnchenartig strukturiert und läßt bei stärkerer Vergrößerung (ca. 2000x) eine sechseckige F e l d e r u n g (Wabenstruktur) erkennen: Abb. 27b'. Dabei sind die rillenartigen Vertiefungen zwischen den Feldern wohl als Lipid-Reservoir zu interpretieren. Die länglichen Poren innerhalb der Felder sind vermutlich die Mündungen von zerstreuten Hautdrüsen, die unter anderem reduzierende Substanzen ausscheiden. Diese dienen als Antioxidantien für Lipid, das sonst durch Luftsauerstoff autoxydiert wird. (HASENFUSS: Mündl. Mitt. 1982) .

Es ist anzunehmen, daß auf der Unterlage nur das Arolium oder ein apicaler Teil desselben aufgesetzt wird.

Auf die Basis des Aroliums folgt proximal der oberflächlich mit kleinen Trichomen besetzte mittlere Basalteil des Praetarsus; dieser Teil besteht hauptsächlich aus biegsamer *M e m b r a n* (Me) (s. Abb. 27d-j) und wird von OCKLER (1890) als "Strecksohle" bezeichnet (s. 4.8.2.).

Zu beiden Seiten des Praetarsus fällt je ein mit langen Trichomen besetztes Sklerit auf (s. auch Abb. M32, 27c-e, g+j+l): Diese beiden *B a s u n g u a l s k l e r i t e* (BS) sind wohl als Orimente zukünftiger Pulvillen zu interpretieren (s. 4.10.1., 7.6.3., 7.7.3.): Sie haben große Ähnlichkeit mit Pulvillus-Skleriten (PS in Abb. 8, 12-15, 25h); HOIWAY (1935) bezeichnet sie sogar als "basipulvilli" (bp).

An der Basis des Praetarsus erkennt man - etwas tiefer liegend - die etwa zur Hälfte ins Tarsenendglied (T) eingeschobene *S t r e c k p l a t t e* (U) mit ihrer typischen schuppenartigen Skulptur (s. Abb. 27h).

M32 Praetarsus ventral.

Im Gegensatz zu Abb. 27c ist hier die Oberflächenstruktur mit Trichombesatz und Skulpturierung in etwa naturgetreu wiedergegeben. Abb. M32 entspricht damit dem REM-Bild.

Beim Vergleich mit Abb. 27b ist Folgendes zu beachten:

Bei Abb. M32 ist der Praetarsus weiter aus dem Tarsenendglied herausgestreckt dargestellt, so daß die Streckplatte (U) vollständig sichtbar ist und sogar noch der Ansatz der durchschimmernden Sehne (S, punktiert). Die längliche Streckplatte ist wohl zu kurz und apical zu breit dargestellt (vgl. Abb. 27e+h). Auch Lage und Ausdehnung anderer praetarsaler Teile sind nicht genau mit Abb. 27c in Einklang zu bringen. Das kann aber an der unterschiedlichen Ausdehnung der biegsamen Membran bei verschiedenen präparierten Praetarsen liegen.

27c Panorpa rufescens RAMBUR: Praetarsus ventral: HOLWAY (1935: Abb. 20)

Diese Skizze entspricht dem lichtmikroskopischen Bild und eignet sich daher gut zum Vergleich mit Abb. 27d-g. Sie ist etwas schematisiert: Trichome sind weggelassen und die Oberflächenstruktur ist schematisch dargestellt. Dafür sind die Umrisse der verschiedenen Sklerite deutlich hervorgehoben: cm, pl, bp (= BS), ut (= U) .

27d-1 LM-Aufnahmen präparierter Praetarsen (bzw. praetarsaler Teile)

Diese Fotos zeigen deutlich wenig und stark sklerotisierte Teile des Praetarsus; denn man darf hier wohl davon ausgehen, daß - mit Ausnahme der naturgemäß stark sklerotisierten gelben Krallen - der Grad der Sklerotisierung der Intensität der dunklen Pigmentierung entspricht.

27d Praetarsus ventral. vgl. Abb. 27b-j.

Die Lateralansicht desselben Tarsus-Fragments stellt Abb. 27i dar. -

Praetarsale Teile fast vollständig vom Tarsenendglied (T) abpräpariert, von dem hier nur noch Bruchstücke erhalten sind. - Linke Kralle unterhalb vom Praetarsus gelegen; rechte Kralle (K) in lateraler Lage. - Rechtes Basungualsklerit (BS) unscharf; vom linken Basungualsklerit nur noch ein Fragment erhalten.

27e Praetarsus ventral.

Hier ist der Praetarsus fast ganz vom Tarsenendglied (T) abgetrennt. Er ist durch Druck auf das Deckglas des Glycerin-Präparates weitgehend flachgedrückt, so daß sein größter Teil

scharf abgebildet werden konnte. Unscharf sind im wesentlichen nur der nach dorsal gebogene apicale Abschnitt des Aroliums und das nach rechts verschobene linke Basungualsklerit (BS).

Das flach liegende rechte Basungualsklerit ist von seiner Außenseite in fast voller Breite erkennbar (vgl. Abb. 27j+l).

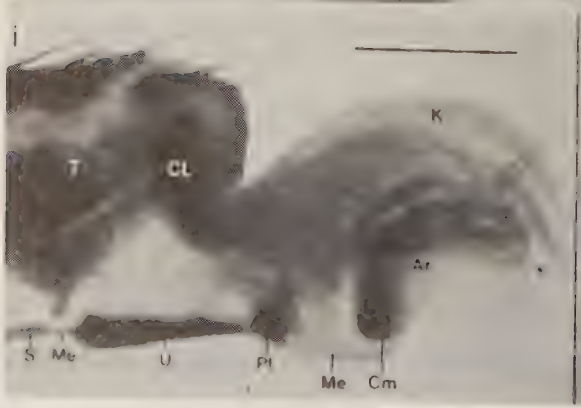
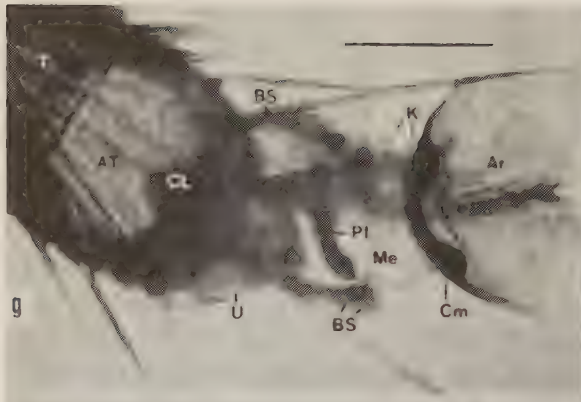
Die K r a l l e n (K) befinden sich in unnatürlicher Stellung, sie sind nämlich aufgrund des flachen Präparates zur Seite gedreht. Auch das Camerasklerit (Cm) ist hier in die Ebene geklappt (vgl. Abb. 27h+i), so daß es viel breiter erscheint als in normaler Ventralansicht.

27f Praetarsus dorsal.

Im Hintergrund ist unscharf die ventrale Kutikulawand mit dem ventralen Ausschnitt (AT) des Tarsenendgliedes (T) erkennbar. Von der dorsalen Kutikulawand ist nur noch ein bogenförmiger apicaler Rand erhalten, der median eine starke, nach innen ragende Wandverdickung aufweist. Diese sklerotisierte Kutikularleiste (CL; vgl. Abb. 27g+i+k) reicht weit nach ventral bis etwa $\frac{3}{4}$ der Höhe des Tarsenendgliedes, macht dort einen Bogen nach distal und bildet am Ende den etwas hervorragenden Krallenhöcker.

Die Krallen (K), deren Dorsalseite (DS) oben liegt, stehen etwa senkrecht und wohl in natürlicher Ruhestellung (gestreckter Praetarsus: s. p. 92). Bei eingezogenem Praetarsus stünden sie nach außen (Krallenwinkel ca. 180°) und ihre Spitzen wären senkrecht nach unten oder sogar etwas nach proximal gerichtet.

Das Arolium (Ar) ist hier vom Licht durchleuchtet und erscheint daher so wie in der Ventralansicht (vgl. Abb. 27g).



27g Praetarsus ventral.

Linke Kralle abpräpariert; rechte Kralle (K) fast ganz verdeckt unterhalb vom Praetarsus gelegen. - Praetarsus ein Stück aus dem Tarsenendglied (T) herausgezogen und schräg liegend.

Das Arolium (Ar) mit dem basalen, stark sklerotisierten Camerasklerit (Cm) und der etwas sklerotisierten Mittelfurche eignet sich gut zum Vergleich mit Abb. 27b; ebenso die beiden Basungualsklerite (BS), die hier nur von der Schmalseite sichtbar sind.

Am Ende des ventralen Ausschnitts (AT) des Tarsenendgliedes, der etwa $1/4$ von dessen Länge mißt (vgl. Abb. 27j+k), ist die dicke Skleritleiste (CL) des Krallenhöckers in Ventralansicht zu erkennen.

27h Isolierter Zentralteil des Praetarsus ventral.

Störende (prae)tarsale Teile entfernt; Arolium distal von Cm abgerissen.

Die Krallensehne (S) mündet mitten in der basalen Einbuchtung der Streckplatte (U), die ventral eine typische schuppenartige Oberfläche aufweist. - Da das Plantasklerit (Pl) etwas unterhalb der hellen, mit Trichomen besetzten Membran (Me) liegt (vgl. Abb. 27i), hebt es sich in der REM-Abb. 27b nicht als besondere Struktur ab.

27i Praetarsus lateral.

Die Ventralansicht desselben Tarsus-Fragments stellt Abb. 27d dar. -

CL = sklerotisierte Kutikularleiste: s. Abb. 27f+g+k .

Linke Kralle etwas zur Mitte gebogen. -

Die eingestellte Schärfeebene entspricht hier in etwa einem medianen Längsschnitt durch den Tarsus; daher ist die lateral stehende rechte Kralle (K) unscharf, die mediane Streckplatte (U) aber scharf.

Der ohne weitere Präparation (nicht geschnitten!) derartig transparente Praetarsus läßt in dieser Lateralansicht einige Details erkennen, die die übrigen Abbildungen nicht zeigen:

Die sklerotisierte braune Krallensehne (S) reicht hier - wie bei allen lichtmikroskopisch untersuchten Tarsen - offensichtlich nicht ganz bis zur Streckplatte; mit dieser ist das Sehnenende über membranöse Kutikula (Me) flexibel verbunden.

Die ventralen "Schuppenplättchen" der schwarzbraunen Streckplatte sind zahnartig nach vorne gerichtet.

Die beiden schwarzbraunen Sklerite Plantasklerit (Pl) und Camerasklerit (Cm) sind als stützende und stabilisierende Elemente in den sonst kaum sklerotisierten (weichen) Praetarsus-Bereich eingelagert. Sie können dem Praetarsus wohl auch beim Aufliegen auf der Unterlage Stabilität verleihen.

27j Tarsenendglied mit Praetarsus (ohne Krallen und Arolium) ventral.

Praetarsus etwas herausgezogen (dabei Arolium nebst Camerasklerit abgerissen).

Hier ist nach Entfernung der ersten 4 Tarsenglieder noch ein gutes Stück der langen **K r a l l e n s e h n e** (S) erhalten geblieben. Gut sichtbar sind wegen der geringeren Vergrößerung und der damit größeren Tiefenschärfe - im Gegensatz zu Abb. 27d+g - in erster Linie die beiden mächtigen **B a s u n g u a l s k l e r i t e** (BS) .

27k Tarsenende lateral, mit freigelegtem Krallenhöcker (KH).

Krallen und Basungualsklerite abpräpariert; Arolium z.T. beschädigt.

Der Krallenhöcker, der als Angelpunkt und Widerlager für die mächtig entwickelten Krallenbasen dient, stellt hier das nach vorne gewölbte Ende einer breiten medianen Skleritleiste (CL) der distalen Taralinnenwand dar (s. Abb. 27f+i; vgl. 4.2.4.).

27l Isoliertes Basungualsklerit (BS) etwa lateral.

vgl. Abb. 27e+g+i; s. 4.10.1. .

Mit seiner hier unten gelegenen verjüngten Basis und seinem dichten äußeren Besatz von apical länger werdenden Trichomen hat dieses Basungualsklerit große Ähnlichkeit mit Pulvillus-Skleriten (s. Abb. 8a, 12-15, 25h). Es ist ein flaches, leicht schalenförmiges (nach außen zu konvexes) längliches Sklerit, das an der lateralen und ventralen Oberfläche des Praetarsus proximal und ventral von der Krallenbasis liegt. Bei der Präparation konnte festgestellt werden, daß die Basungualsklerite mit Präpariernadel zu bewegen sind, also frei in bzw. auf membranöser Kutikula "eingebettet" liegen. Außerdem war im Stereomikroskop zu erkennen, daß die dorsal gelegenen stielartigen Basen der beiden Basungualsklerite nach innen (median) bis zum Krallenhöcker (s. Abb. 27k) konvergieren. Dort sind diese Basen möglicherweise sogar beweglich eingelenkt; dafür spricht jedenfalls ihre basale Rundung. Damit haben die Basungualsklerite wohl eine Bedeutung beim Kontakt des Praetarsus mit der Unterlage (s. 4.10.2.2.). So haben sie mit den Pulvillus-Skleriten der Diptera nicht nur Form, Trichombesatz und Lage (!) gemeinsam, sondern wohl auch einen Teil ihrer funktionellen Bedeutung. Man kann daher Basungualsklerit und Pulvillus-Sklerit mit ziemlicher Sicherheit als homologe Bildungen betrachten.

Ordo Diptera (= Zweiflügler)

Subordo Nematocera (= Mücken)

Infraordo Tipulomorpha (vgl. Abb. 92a)

Unter den Diptera kommt nur bei dieser Gruppe als Haftlappen ein unpaares Arolium vor, das definitionsgemäß ventral keine (Haft-)Trichome aufweist (s. 4.8.1.), sondern eine glatte Polsterkutikula. Bei allen anderen Diptera ist das Arolium durch ein Empodium oder einen ventral mit Hafttrichomen besetzten mittleren Haftlappen (= Mediobolus) ersetzt (vgl. HENNIG 1973: p. 22) .

Das Arolium der Tipulomorpha ist im allgemeinen relativ klein, verglichen mit den 2 oder 3 Haftlappen höher stehender Diptera. Das Haften auf glatter Unterlage ist daher nicht in allen Fällen so gut möglich wie normalerweise bei Fliegen.

So konnte z.B. bei einer lebenden Tipula (Praetarsus ähnlich wie bei Abb. 29) beobachtet werden, daß sie sich auf einer senkrechten, glatt lackierten Tür gerade noch halten konnte. Eine (etwas) kleinere Limoniidae (Praetarsus ähnlich wie bei Abb. M66) konnte sich hingegen auf glatter Fläche deutlich besser halten: Sie konnte selbst kopfunter an glatter Plastikwand ohne Mühe lange Zeit sitzen.

Bei solchen langbeinigen, relativ leichten Mücken wird das Haften wohl noch dadurch erleichtert, daß sie sich mit ihren 6 Beinen in alle Richtungen abstützen und dabei einen ⁺ großen Teil des sehr langen Tarsus der Unterlage anlegen.

Das Haftvermögen auf glatter Unterlage wird aber auch da

wohl ganz überwiegend durch das Verhältnis von Körpergewicht zu Haftfläche der Haftlappen bestimmt (s. 7.1.3.1.).

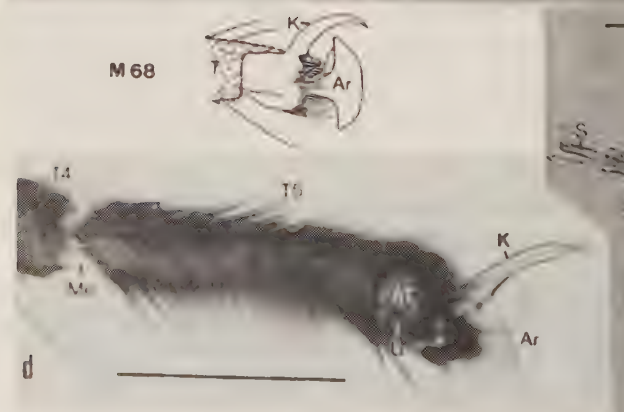
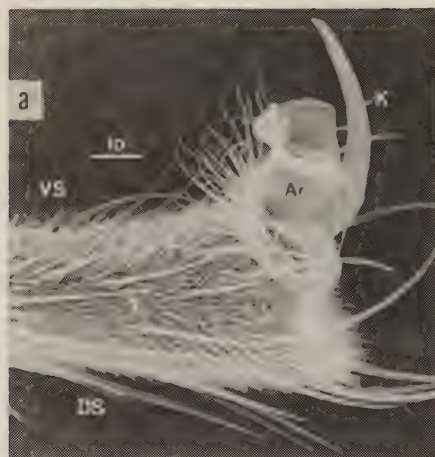
Bei den Tipulomorpha besitzt das Arolium - wie auch bei Panorpa (vgl. Abb. 27a) - dorsal eine ⁺ deutliche Mittelfurche (s. Abb. 30b, 31b). Diese ist wohl als synapomorphes Merkmal von Tipulomorpha, Mecoptera und anderen Insektengruppen zu deuten und ist somit ein Indiz für die Homologie der Arolia all dieser Gruppen.

Bei Panorpa (s. Abb. 27) liegt unmittelbar hinter der Streckplatte (U) ein wohlentwickeltes *Plantasklerit* (Pl): vgl. HOLWAY (1935: p. 4, 5, 17, 18). Ein solches Quersklerit konnte bei keiner der untersuchten Arten der Tipulomorpha gefunden werden, nicht einmal im Form eines Rudiments: s. Abb. 29a, d-f; 30d. Es muß daher bei den Diptera wohl als nicht vorhanden betrachtet werden. So ist es unverständlich, wenn bei CRAMPTON (1942: p. 65) folgender Satz zu lesen ist:

" Immediately beyond ... the unguitractor plate u is the ventral plantar area, which in a few Diptera (such as Trichoceridae, Simuliidae etc.) contains a narrow transverse sclerite called the planta. "

Möglicherweise handelt es sich dabei nur um eine Verwechslung der Planta mit dem Krallenhöcker (KH): s. Abb. 29b !

Auch HENNIG (1973: p. 198) schreibt den Tipulomorpha den Besitz eines Plantasklerits zu; er hat aber sehr wahrscheinlich die obige Angabe von CRAMPTON (1942) einfach übernommen.



M 68



T r i c h o c e r i d a e

28 Trichocera hiemalis* DE GEER ♂ (4 mm).

Bei lebenden Mücken dieser Gattung konnte festgestellt werden, daß sie an senkrechten bis überhängenden Glaswänden ohne weiteres sitzen können, vorausgesetzt allerdings, daß diese empfindlichen Mücken nicht schon zu sehr geschwächt sind. Zur Haftung auf glatter Unterlage genügt ihnen wegen ihres minimalen Körpergewichtes ein entsprechend kleines Arolium.

28a Praetarsus (ventro)lateral. p3. REM. vgl. Abb. 28b+c+e.

Ventralseite (VS) oben im Bild. -

Daß der Praetarsus hier so weit nach ventral gebeugt - also stark e i n g e z o g e n - ist, liegt wohl an der mit der Trocknung des Präparates einhergehenden Schrumpfung der verbindenden membranösen Kutikula (s. p. 104, 105) .

Das A r o l i u m (Ar) ist bei dieser kleinen, zarten Wintermücke verglichen mit dem Tarsus (T) relativ klein. Es ist sehr wenig sklerotisiert (s. Abb. 28b-d) und daher extrem weich und zart. Infolgedessen ist es hier durch die normale Lufttrocknung zumindest im terminalen Bereich wohl etwas kollabiert und hat im Gegensatz zu Abb. 28c eine etwas irreguläre Form.

28b-f LM-Aufnahmen von Praetarsen in lateraler und ventraler Ansicht.

Wie bei Panorpa (s. Abb. 27) sind hier mit Ausnahme der sklerotisierten gelben Krallen stärker sklerotisierte Teile dunkler.

28b Praetarsus lateral.

S e i t e n e b e n e scharf eingestellt, daher Arolium unscharf. -

Das kräftig entwickelte B a s u n g u a l s k l e r i t (BS) trägt sehr lange Trichome, die fast bis zur Spitze des Aroliums (Ar) reichen. Bei wenig eingezogenem Praetarsus kann man sich gut vorstellen, daß dieser mit den Basungualskleriten auf der Unterlage aufliegt, während - wie hier im Bild - das Arolium von der Unterlage absteht und damit geschont wird. Solche Basungualsklerite sind möglicherweise eine besondere Anpassung an Schnee und Eis bei den im Winter aktiven Trichoceridae.

Eine Besonderheit ist auch der außergewöhnlich tiefe (ventrale) Ansatz der Krallen (K) mit ihren stark verbreiterten Basen.

28c Tarsenende lateral.

M e d i a n e b e n e scharf eingestellt, daher rechtes Basungualsklerit total unscharf (nur als dunkler Schatten erkennbar; vgl. Abb. 28b).

Dieses Foto zeigt die Form des Aroliums (Ar) von der Seite sowie seine gelatineartige Durchsichtigkeit. Der dunkle Fleck an seiner Basis stellt wahrscheinlich das Camerasklerit dar (Cm: s. Abb. 28e+f; vgl. Abb. 27c-k).

Die teilweise durchschimmernde Krallensehne (S) setzt basal an der hier im Profil erkennbaren Streckplatte (U) an, die offenbar nur sehr schwach sklerotisiert ist (vgl. Abb. 28f).

M68 Trichocera regelationis L. (5 mm) : Praetarsus etwa ventral
(entspricht Abb. 28d).

Das Arolium hat nur ventral gesehen - soweit erkennbar - diese p i l z ähnliche Form. Die basale stielartige Verengung hat wahrscheinlich den Sinn, den sehr breiten Krallenbasen median mehr Platz zu gewähren. Auf glatter Unterlage wird vermutlich nur das breite Ende des Aroliums aufgesetzt.

28d Tarsenende etwa ventral. vgl. Abb. M68 !

Die im kurzen ventralen Ausschnitt (AT) des Tarsenendgliedes gelegene Streckplatte (U) ist nur undeutlich erkennbar.

Ventral zwischen dem 4. und 5. Tarsenglied (T4, T5) liegt eine weitgehend transparente verbindende Membran (Me, vgl. Abb. 28c).

28e Isolierter Praetarsus (+ Sehne) ventral.

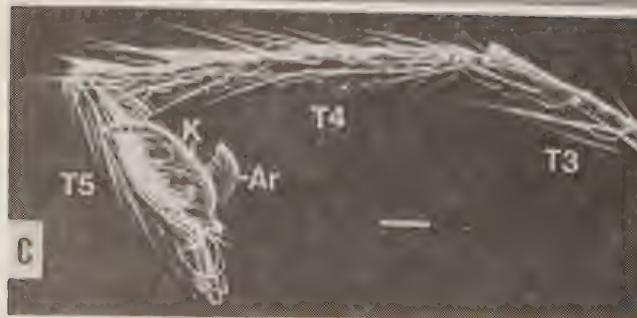
Vom Tarsenendglied (T) sind nur noch wenige Fragmente erhalten; das Arolium ist zum größten Teil abgerissen.

Die beiden Basungualsklerite (BS) konvergieren terminal und bilden eine derartige V-förmige Skleritspange. Sie ist schwarzbraun, apical am dunkelsten und ihre Schenkel verlaufen in proximaler Richtung schräg nach dorsal (vgl. Abb. 28 b+c) bis zu je einem ventralen Vorsprung des Tarsenendgliedes. Damit erscheint der Praetarsus ventral gesehen gleichsam eingerahmt. Allerdings konnte wegen der Kleinheit des Objekts auch durch Fokussieren und schräge Betrachtung des Glycerin-Präparats nicht geklärt werden, ob die Basungualsklerite apical miteinander oder mit dem unpaaren Camera-sklerit (?) zu einem Bogen fest verwachsen sind oder nur eng nebeneinander liegen. Am wahrscheinlichsten ist wohl, daß die 2 Basungualsklerite apical eng aneinander grenzen, dort über membranöse Kutikula verbunden sind und daß das Camera-sklerit (?) etwas dorsal davon liegt. Das läßt vor allem ein Vergleich von Abb. 28b mit Abb. 28c vermuten.

28f Isolierter Praetarsus ventral.

Präparat sehr flachgedrückt. - Arolium (Ar) und Basungualsklerite (BS) nur teilweise erhalten.

Hier ist die ungewöhnlich schmale, fast transparente Streckplatte (U) freigelegt. - Leider wird auch bei diesem Foto nicht klar, ob - wie zu erwarten wäre - nur die lateralen Basungualsklerite Trichome tragen oder aber auch das mediane Camerasklerit (?) .



T i p u l i d a e

29 Tipula spec. ♂ (20 mm).

Der Praetarsus dieser Art, die wahrscheinlich zur *Tipula oleracea* - Gruppe gehört, ist sehr ähnlich wie bei *Tipula paludosa**, bei der jedoch die Krallen einen viel längeren und spitzeren Basalzahn tragen (s. Abb. 30a+d).

29a Tarsenende mit gestrecktem Praetarsus ventral. LM.

Wegen der großen ventralen Einbuchtung am Ende des Tarsenendgliedes (T) liegt der Praetarsus hier ventral frei (ebenso wie bei Abb. 29b). Der breite membranöse Kutikula-Bereich (Me) zwischen Streckplatte (U) und Arolium (Ar) ragt noch weit über den dorsalen Tarsalrand hinaus.

Die starke apicale Sklerotisierung des ventralen Tarsalrandes (Sk: dunkler Bereich) stellt wohl eine Anpassung an die Auflage des Tarsus auf die Unterlage dar.

29b Ausschnitt von Abb. 29a: Gestreckter Praetarsus ventral.

Die dreieckige Streckplatte (U) hebt sich durch ihre dunkel-rotbraune Pigmentierung deutlich vom umgebenden Praetarsus ab. - Der schwarzbraune Querspleck in Höhe des Endes der Streckplatte ist der durchscheinende stark sklerotisierte Krallenhöcker (KH) am dorsalen Rand des Tarsenendgliedes (s. Abb. 30e). Daran inserieren die beiden Krallen (K) mit ihren stark verbreiterten Basen. Diese sind an ihren Außenseiten mit den Seiten der Streckplatte über membranöse Kutikula (Me) verbunden, deren Oberfläche mit zahlreichen Mikrotrichien besetzt ist.

29c Tarsenende mit "eingeklapptem" Praetarsus lateral. p3. REM.

Basis rechts. -

Dieses Foto zeigt, wie stark das letzte Tarsenglied (T5) gegen das vorletzte (T4) abgewinkelt werden kann. Das wird durch das außergewöhnlich ausgedehnte ventrale Gelenk zwischen diesen beiden Tarsengliedern ermöglicht (s. Abb. 29a): Der sklerotisierte ventrale Rand der Basis des Tarsenendgliedes ist sehr weit eingebuchtet.

Der Praetarsus befindet sich hier in extrem eingezogener Stellung. Das Arolium (Ar), das an der Seite apical mit Trichomen besetzt ist, ist um über 90° nach rückwärts gerichtet.

Die Krallen (K) können bei dieser Art offensichtlich so weit zurückgeschlagen werden, daß sie an ein eingeklapptes Taschenmesser erinnern. Für die Bedeutung dieser Einrichtung sind wohl (hauptsächlich) 2 Erklärungsmöglichkeiten denkbar, die wahrscheinlich beide zutreffen:

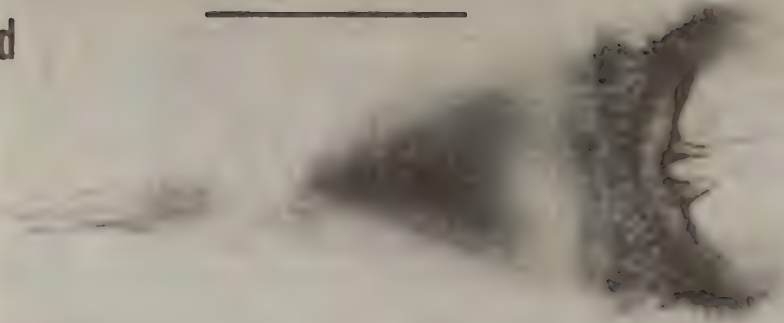
1) Verwendung zum Putzen - als Putzscharte - von Tarsen, Antennen, Palpen etc. . Dafür spricht vor allem die sehr dichte und feine, hellgelbliche, büstenartige Behaarung an der Ventralseite des Tarsenendgliedes (s. auch Abb. 29a). Außerdem kann sich daraus wohl auch eine plausible Deutung für die Existenz des medianen Krallenzahns ergeben.

2) Verwendung zum Umklammern von entsprechend dünnen Objekten, wie etwa Halme oder andere Teile der Vegetation: s. Abb. 29c'. Solche Teile müssen dann besonders dünn sein, wenn sie zwischen K und T5 eingeklemmt werden sollen; zwischen K, T5 und T4 können wohl auch dickere Teile Platz finden. Ein solches Umklammern hätte den Vorteil, daß die Tipula mit einem oder ganz wenigen Beinen besonders festen Halt - auch kopfunter - finden könnte.

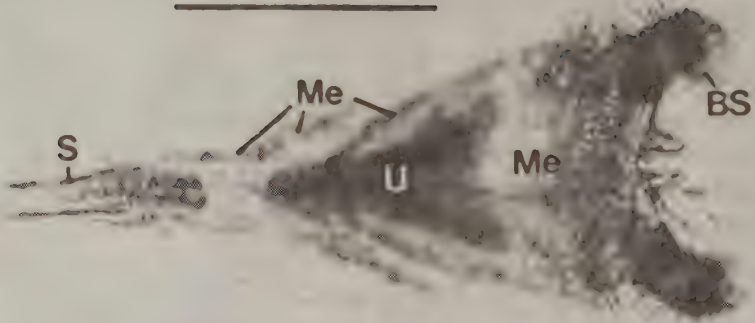
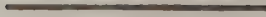
29c' Milium effusum (= Waldhirse; Spermatophyta / Poaceae):
Feiner Seitenstengel einer Rispe (Abschnitt). REM.

Solche feinen Grasstengel können möglicherweise zwischen Tarsenglied 5 (+4) und Krallen(n) eingeschlossen werden.

d



e



f

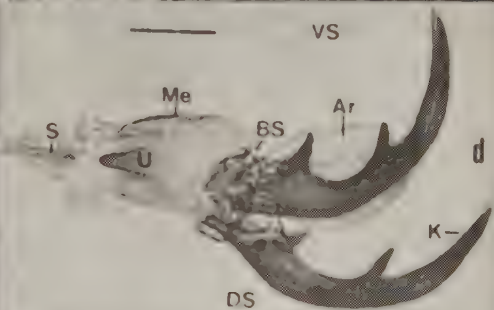
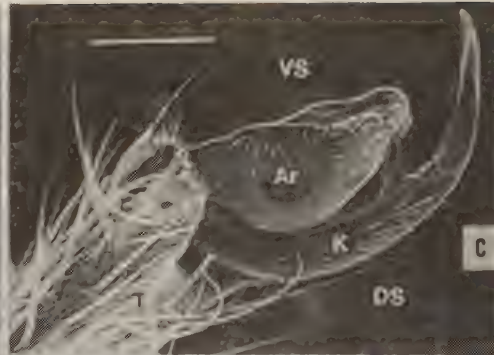


29d-f Isolierter medianer Basalteil des Praetarsus (+ Sehne)
ventral, in 3 verschiedenen Schärfeebenen (von ventral
nach dorsal). IM.

Diese Aufnahmen lassen erkennen, daß das Ende der sklerotisierten Krallensehne (S) über transparente Membran (Me) mit der pfeilförmigen Streckplatte (U) verbunden ist. Diese ist relativ einfach gebaut: Sie besitzt keine basale Einbuchtung. Ihre ventrale Oberflächenstruktur ist einheitlich und besteht aus vielen kleinen "Schuppenplättchen" von etwa gleicher Größe.

Wie dieses Präparat zeigt, ist hier distal von der Streckplatte kein Plantasklerit vorhanden - ganz im Gegensatz zu Panorpa (s. Abb. 27) !

An das Ende des auf die Streckplatte folgenden membranösen Kutikula-Bereichs (Me) schließt sich ein solcher sklerotisierter Bogen an. Er ist in Abb. 29a+b nicht erkennbar, da er dort eine etwas andere Lage einnimmt, in anderer Ebene liegt und wegen seiner nicht besonders starken Sklerotisierung vollständig durchleuchtet ist. Man kann ihn aber bei Betrachtung im Stereomikroskop ohne weiteres finden, wenn man den Praetarsus mit Präpariernadel bewegt. Dieser Skleritbogen wird zumindest lateral von den beiden ziemlich schwach entwickelten Basungualskleriten (BS) gebildet, die an ihrem längeren Trichombesatz erkennbar sind. Auf der Ventralseite sind sie median miteinander oder mit dem Cameraasklerit (?) (vgl. Abb. 27, 28) offenbar "verwachsen". Die beiden zahnartigen Fortsätze bilden die Seiten der schmalen Basis des Aroliums (vgl. Abb. 29a) und können vielleicht als rudimentäres Cameraasklerit angesehen werden.



30 Tipula paludosa* MEIGEN ♂ (20 mm) .

30a Gestreckter Praetarsus ventral. p2. REM.

vgl. Abb. 29a+b, 30d, 92a !

Die etwa senkrecht stehenden Krallen (K) tragen bei dieser Art median und basal je einen zahnartigen Fortsatz. Solche "Krallenzähne" spielen wohl eine Rolle beim Kontakt des Praetarsus mit der Unterlage.

Das Arolium (Ar) hat eine nur schmale, ganz glatte ventrale Haftfläche.

Die Streckplatte (U) liegt hier aufgrund des gestreckten Praetarsus ventral fast völlig frei und ist als dreieckige schuppige Platte (ohne Trichome) auch im REM-Foto deutlich zu unterscheiden von der sie umgebenden membranösen Kutikula (Me), deren Oberfläche mit $\pm$ kurzen Trichomen besetzt ist.

30b Praetarsus dorsal. p1. REM.

Das schmale Arolium trägt auf der Oberseite viele dünne Trichome, eine Mittelfurche und ein feines Rillennetz (das hier allerdings kaum erkennbar ist).

30c Praetarsus lateral. p3. REM.

Linke Kralle und Borsten (teilweise) entfernt. -
Ventralseite (VS) oben im Bild.

Der seitliche Blick auf das Arolium (Ar; apical verunreinigt) zeigt dessen laterale Abplattung, die offenbar für Tipulidae allgemein typisch ist. Im Gegensatz dazu sind die Haftlappen der übrigen Diptera normalerweise dorsoventral abgeflacht. Das Arolium ist vermutlich deshalb lateral abgeflacht, damit es im insbesondere

basal schmalen Zwischenraum zwischen den kräftig entwickelten Krallen Platz findet. Außerdem ist offensichtlich eine größere ventrale Haftfläche bei dem geringen Gewicht der Tipulidae nicht notwendig.

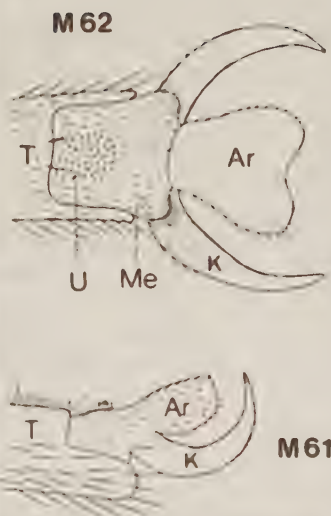
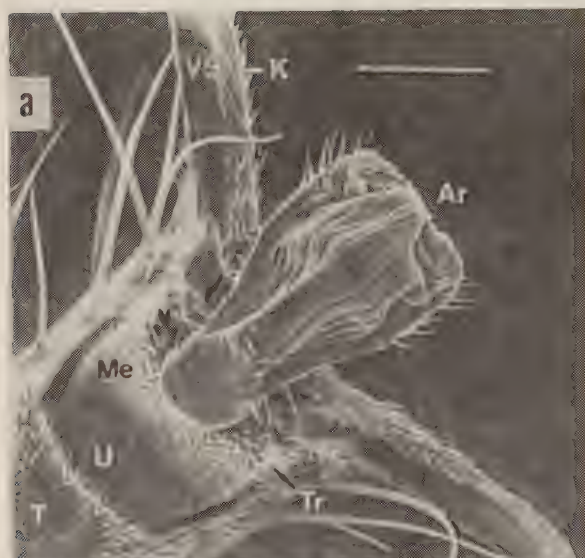
- 30d Isolierter Praetarsus (+ Sehne) dorsal bzw. lateral. LM.
vgl. Abb. 29a+b, 30a+b .

Präparat flachgedrückt, daher Arolium und Krallen in lateraler Lage; Ventralseite (VS) nach oben orientiert.

Ebenfalls in etwa lateraler Ansicht ist das linke Basungualsklerit (BS) erkennbar, das ventral lange Trichome trägt. Es ist ziemlich dünn, flach schalenförmig und flankiert die Krallenbasis. Die Basungualsklerite sind hier schwach entwickelt (im Gegensatz zu Panorpa, Abb. 27), man kann sie wohl als rudimentär bezeichnen.

- 30e Ende des Tarsenendgliedes mit isoliertem Krallenhöcker (KH) und ohne Praetarsus ventral. LM.

Der zweiköpfige Krallenhöcker ist über 2 divergierende sklerotisierte Kutikularleisten (CL), die hier nur als dunkle Schatten erkennbar sind, an der dorsalen Innenwand des Tarsenendgliedes befestigt. Dessen ventraler Ausschnitt zeigt terminal - beiderseits des Krallenhöckers - 2 sklerotisierte Vorwölbungen des Tarsalrandes, die in Abb. 29a+b nur als Schatten erkennbar sind. Sie könnten folgende Bedeutung haben: Wenn die Krallen weit zurückgeschlagen werden (wie in Abb. 29c), könnten sie mit ihrer Basis oder ihrem Basal'zahn' auf diesen Vorwölbungen aufsetzen (oder sogar festhaken).



31 Tipula fulvipennis DE GEER ♀ (20 mm). REM.

Diese Art unterscheidet sich im Bau des Praetarsus (besonders in der Form des Aroliums) relativ stark von *Tipula paludosa**.

31a Praetarsus ventral.

Das Arolium (Ar) weist ventral keine Trichome auf, aber ein System von ⁺ parallelen und gebogenen, flachen Rillen. Seine Basis ist deutlich gegen den übrigen Praetarsus abgesetzt und liegt relativ weit proximal: vgl. Abb. 31c !

Die Ventralseite (VS) der Krallen (K) ist furchenartig konkav.

Die etwas längeren Trichome (Tr) zu beiden Seiten der Basis des Aroliums gehören sehr wahrscheinlich zu den Basungualskleriten.

31b Praetarsus dorsal.

Beiderseits der Mittelfurche des Aroliums (Ar) erstreckt sich ein Netz feiner, flacher Rillen ungefähr über die ganze Länge und halbe Breite des Aroliums.

Die Krallen (K) stehen senkrecht, so daß ihre Dorsalseite (DS) von oben sichtbar ist, und befinden sich wohl in etwa mittelstark eingezogener Stellung.

31c Praetarsus ohne linke Kralle lateral.

Die ventrale Haftfläche des seitlich etwas abgeflachten Aroliums erscheint nicht abgegrenzt wie bei *Tipula paludosa** und ist offenbar wesentlich größer als bei dieser Art. Es ist nämlich anzunehmen, daß der ventrale Teil des Aroliums etwa bis zu dem lateralen "Wulst" mit der Trichomreihe auf der Unterlage aufgesetzt werden kann.

M62+61 Ctenophora flaveolata F. (20 mm) :

Praetarsus ventral + lateral (Ventralseite oben).

Dieser Praetarsus ähnelt sehr dem von *Tipula fulvipennis* (vgl. Abb. 31a). Auch hier steht beiderseits der Basis des Aroliums (Ar) je eine Gruppe längerer Trichome.

Weitere Abbildungen der Literatur:

M63 : *Ctenophora flaveolata F.*:

Medianer Längsschnitt durch den Praetarsus.

DAHL (1884: Abb. 18A+B) : *Pachyrhina pratensis*:

Praetarsus lateral + dorsal.

HENNIG (1973: Abb. 120) : *Tipula reesi*:

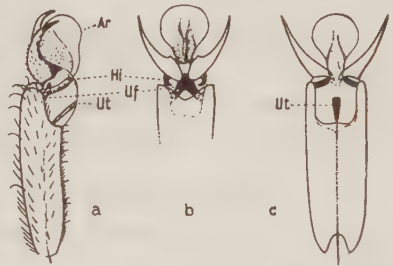
Praetarsus ventral (schematisiert) .

Cylindrotomidae

PEUS (1952: p. 13) gibt bei der Gattung *Phalacrocer* eine detaillierte Beschreibung des Praetarsus, die aber wohl allgemein für *Cylindrotomidae* gilt :

(Fig. 17) hat am Ende ventral eine tiefe Ausrandung, die mit einer bauchig vorgewölbten Membran ausgespannt ist; sie hat distal, in der Gegend zwischen den Hilfsplattenenden, eine runzelige Skulptur mit sehr feiner Behaarung. Im Basalteil dieser Ausrandung liegt median eine endwärts etwas verbreiterte Spange, der Unguigractor, an dessen ins Innere des Gliedes eingesenkter Basis die Krallensehne angreift; letztere läßt sich bei aufgehellten Präparaten durch alle Tarsenglieder hindurch verfolgen. Das Ende des Unguigractors liegt an der Oberfläche des membranösen Polsters. Im Distalteil dieses Polsters, in Höhe der Hinterecken des Klauengliedes, liegen zwei schmale spangenförmige Sklerite; sie beginnen oben nahe dem Distalrand des Prätersus, zwischen diesem und den Klauen, und sind, seitlich um die Membran herumgreifend, nach unten gerichtet, doch erreichen sich ihre Enden ventral in der Mitte nicht; es sind die „Hilfsplatten“, die der Versteifung der Verbindung zwischen den Klauen und dem Unguigractor dienen. Jenseits der Hilfsplatten setzen ventrolateral die einfachen, stark gekrümmten, scharfspitzigen und basal sehr fein behaarten Klauen an; sie stehen mit ihrer Basis median nahe zusammen und divergieren nach außen. Mit der dorsalen Ecke ihrer langen Basalkante stützen sie sich gegen ein V-förmiges horizontales Gerüst, dessen Schenkel mit dem inneren Endrande des Prätersus jederseits fest verwachsen sind, und dessen leicht aufwärts gebogene Spitze unter die Oberecke der Klauenbasis greift, ohne mit dieser verbunden zu sein. Die Klauen haben also, wenn sie durch den Unguigractor nach unten gezogen werden, ihren stützenden Drehpunkt auf der Spitze dieser sklerotisierten Spange, die deswegen hier als „Unguifultura“ bezeichnet sein möge; sie ist aber kein selbständiger Sklerit, sondern nur ein bündelartiger Anhang des Prätersus. Zwischen den Klauen sitzt das blasenförmige, membranöse, bis zur Höhe der Klauenspitzen vorragende Arolium an; die dachförmig gegeneinander stoßenden Dorsalfächen sind bei runzeliger Oberfläche schwach sklerotisiert. Ein „Empodium“ (Alexander) haben die *Cylindrotomiden* nicht, wenn wir darunter mit Weber einen nicht abgegliederten Distalfortsatz des Unguigractors verstehen. —

Das Klauenglied (Prätersus)



Textfig. 17. *Phalacr. replicata*, ♀. Letztes Glied der Hinterlarsen. a lateral, b dorsal (etwas schräg von hinten), c ventral. — Ar Arolium, Hi Hilfsplatten, Uf Unguifultura, Ut Unguigractor.

Kommentar zu PEUS (1952):

PEUS verwendet fälschlicherweise den Ausdruck " P r ä -
t a r s u s " statt Tarsenendglied (oder Tarsus). Die
Vorsilbe "Prä" muß daher stets gestrichen werden. -
Die Unterstreichungen im Text sind nachträglich hinzugefügt.

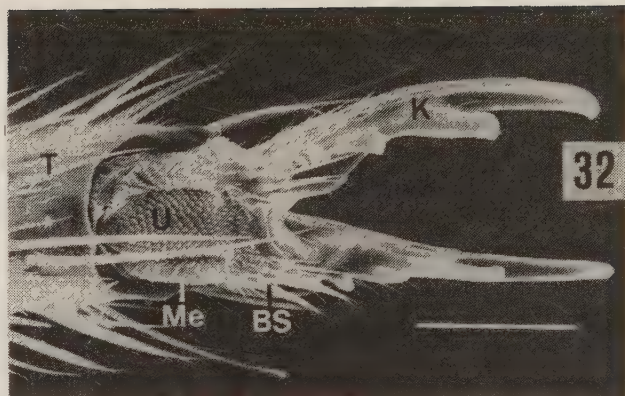
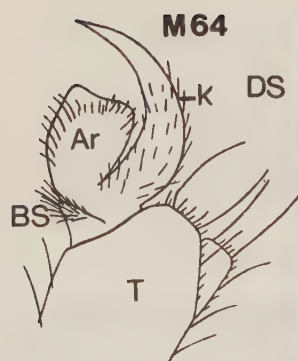
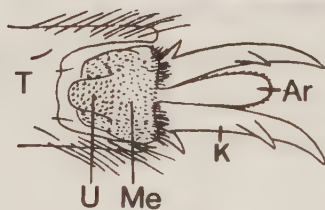
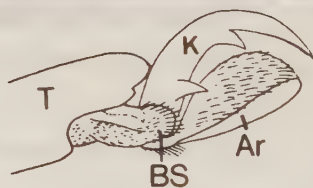
Die bauchig vorgewölbte M e m b r a n scheint bei Di-
ptera in dieser Ausprägung sonst nicht vorzukommen. Allerdings
befindet sich ja stets lateral und distal der sklerotisierten
Streckplatte membranöse Kutikula.

Bei dem als " U n g u i f u l t u r a " (Uf) bezeichne-
ten sklerotisierten Anhang des Tarsenendgliedes handelt es sich
um den K r a l l e n h ö c k e r , auf dessen Spitze die
Krallen - treffend formuliert - ihren "stützenden Drehpunkt"
haben (vgl. Abb. 1-3).

Die " H i l f s p l a t t e n " (Hi) sind nichts ande-
res als die an den Krallenbasen gelegenen Basungualsklerite
(BS; vgl. Abb. 27, 32; Funktion s. 4.10.2.) .

An Hand von Text und Textfigur wird die Lage und Funktion
der verschiedenen Sklerite deutlich. Vor allem wird die Bewe-
gungsweise der Krallen am Krallenhöcker gut verständlich.

Es läßt sich erkennen, daß der Praetarsus insgesamt große
Ähnlichkeit mit dem der Tipulidae hat.

**M70****M65****M66**

M64 Cylindrotoma distinctissima MEIGEN (13 mm) :

Praetarsus lateral.

Dorsalseite (DS) rechts, Basis unten im Bild. -

Diese Skizze zeigt ein ähnlich wie bei Tipulidae entwickeltes Arolium (Ar) sowie das dicht mit Trichomen besetzte linke Basungualsklerit (BS).

L i m o n i i d a e

32 Limonia quadrimaculata L. ♀ (16 mm) :

Gestreckter Praetarsus ventral. REM.

Ein Arolium fehlt bei dieser Art völlig, ohne jegliche Rudimente. Dadurch ist basal mehr Platz für die kräftigen gezähnten Krallen (K). Vor deren Basen liegen die beiden gut entwickelten Basungualsklerite (BS), die an ihren langen Trichomen deutlich erkennbar sind.

Die Streckplatte (U) liegt hier ventral vollständig frei. Sie ist mit ihrer Plättchen-Struktur von den mit Mikrotrichien besetzten lateralen Membranen (Me) optisch klar abgesetzt.

M70 Limonia quadrinotata MEIGEN (Limoniinae) :

Praetarsus ventral.

M65+66 Pedicia rivosa L. (Pediciniinae) :

Gestreckter Praetarsus ventral + lateral .

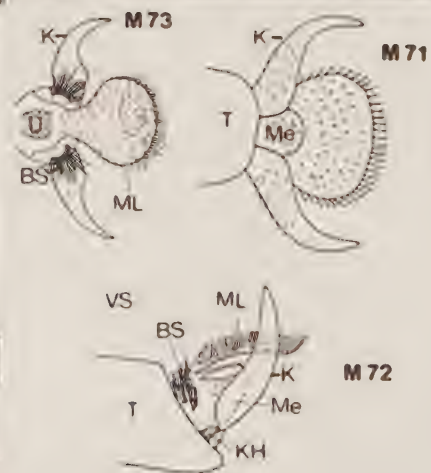
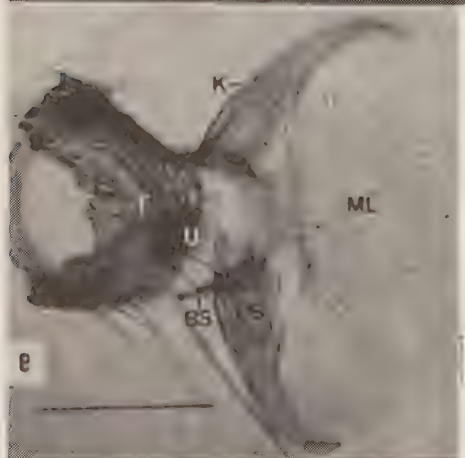
Auch bei diesen beiden Arten sind die paarigen Basungualsklerite (BS) mit ihrem typischen Trichombesatz klar erkennbar. - Abb. M66 zeigt, daß das Arolium - wenn es bei Limoniidae ausgebildet ist - etwa so gestaltet ist wie bei Tipulidae.

Infraordo Psychodomorpha (vgl. Abb. 92b)

Bei dieser Gruppe ist (wohl stets) nur *e i n* (mittlerer) *H a f t l a p p e n* (= Mediolobus = ML) ausgebildet. Nach HENNIG (1973: p. 22) " scheinen Pulvillen ... noch primär zu fehlen " . Diesen Satz können die eigenen Untersuchungen nur bestätigen; allerdings ist natürlich aufgrund der geringen Anzahl der untersuchten Psychodomorpha-Arten keine gesicherte Aussage möglich.

Im Gegensatz zu den Tipulomorpha ist die Unterseite der Haftlappen - wie bei allen im System folgenden Diptera - mit zahlreichen *H a f t t r i c h o m e n* besetzt.

Bei den ♂ der Ptychopteroidea kann das 5. gegen das 4. Tarsenglied eingeschlagen werden. (HENNIG 1973: p. 201). Eine ähnliche Konstruktion dürfte bei manchen Tipulidae vorliegen (s. Abb. 29a+c).



P t y c h o p t e r i d a e

33 Ptychoptera contaminata* L. (9 mm) .33a Praetarsus ventral. ♂. p1. REM.

Hier ragt der Praetarsus wohl relativ weit aus der Aus-
 höhlung des Tarsenendgliedes (T) heraus, so daß sogar die
 Umrisse der tiefer gelegenen kleinen Streckplatte (U) er-
 kennbar sind. Zwischen U und den Krallenbasen liegen die
 beiden großen, mit Trichomen besetzten Basungualsklerite
 (BS), die allerdings erst durch Vergleich mit der LM-Abb.
 33d als solche erkannt werden können.

Haftlappen und Hafttrichome (sowie deren Kopf) sind
 schwach entwickelt, was bei kleinen Arten wie dieser nicht
 verwunderlich ist (s. 7.1.3.1.). Die Hafttrichome sind
 aber offenbar im marginalen Bereich des Haftlappens länger
 (s. Abb. 33b+c).

33b Isolierter Praetarsus ohne Krallen dorsal. ♂. p3. REM.

Links neben dem Praetarsus liegt in lateraler Lage eine
 abpräparierte Kralle (K), deren Außenseite nach oben ge-
 wandt ist. An der rechts im Bild gelegenen ausgehöhlten
 Krallenbasis hängen Reste verbindender Membranen.

Als Besonderheit tritt bei der Gattung ein lappiges Ge-
 bilde (Me) an der dorsalen Basis des Haftlappens (ML) auf:
 s. Abb. M71+72 und Text dazu.

Proximal vom Haftlappen, dessen dorsale Oberfläche feine
 Trichome trägt, liegt der Basalteil des Praetarsus. Daran
 läßt sich vor den beiden lateralen Basungualskleriten (BS)
 die oberseits glatte Streckplatte (U) lokalisieren, die
 seitlich von hellerer Membran flankiert ist und am Ende
 offensichtlich kontinuierlich in membranöse Kutikula über-
 geht.

33c Praetarsus ohne Krallen (dorso)lateral. ♀. pl. REM.

Dieses Foto zeigt die Haftlappen-Oberseite mit ihrer basalen Membran (Me), den Hafttrichombesatz am Rande der Unterseite und vor allem das dicht mit langen Trichomen besetzte rechte Basungualsklerit (BS) hinter der Ansatzstelle der extrahierten rechten Kralle.

33d Isolierter Praetarsus (+ Sehne) ventral. ♀. LM.

Spitze der linken Kralle (K) abgebrochen. -

Bei dieser Aufnahme ist die Streckplatte (U) mit ihrer typischen schuppenartigen Unterseite und die daran über transparente Membran ansetzende Krallensehne (S) scharf eingestellt.

Die beiden lateralen dunkelbraunen Basungualsklerite (BS) sind wohl homolog zu den Pulvillus-Skleriten höherer Diptera (s. Abb. 271; 7.7.3.). Sie bilden einen etwa halbkreisförmigen Skleritbogen (s. Abb. 33e) mit der heller braunen, schwächer sklerotisierten Basis des Medilobus (ML). Mit dieser sind sie aber - soweit erkennbar - nicht fest verwachsen, sondern wahrscheinlich nur über membranöse Kutikula verbunden. Dieser Skleritbogen dient wohl zur basalen Stabilisierung des sonst kaum sklerotisierten Haftlappens. Dieser trägt jedoch basal noch eine aus 2 lateralen "Stiften" gebildete, wohl nur schwach sklerotisierte, hufeisenförmige "Spange" (vgl. Abb. 33e). Diese liegt im Innern des Haftlappens und ist an der dorsalen Oberfläche von Membran überdeckt (Me, s. Abb. 33b).

33e Isolierter Praetarsus dorsal. ♀. LM.

Aufgrund des Durchlichts wirkt der dünne, weitgehend durchsichtige Haftlappen (ML) hier wie in Ventralansicht. -

Unter dem apicalen Fragment der doralen Kutikuladecke des Tarsenendgliedes (T) ist die Streckplatte (U) als verschwommener Fleck erkennbar.

Abb. 33e zeigt die Basungualsklerite (BS) in anderer Lage als Abb. 33d: Es sind etwa flach-schalenförmige Sklerite.

Die linke Krallen (K) ist durch die Präparation etwas zur Seite gerückt. Die Krallen, deren Dorsalseite (DS) hier oben liegt, inserieren in unversehrtem Zustand median eng nebeneinander an einem nicht deutlich hervortretenden Krallenhöcker (KH in Abb. M72).

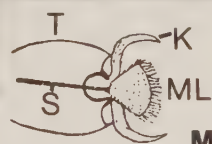
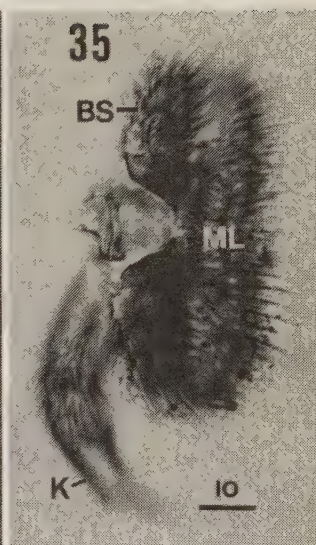
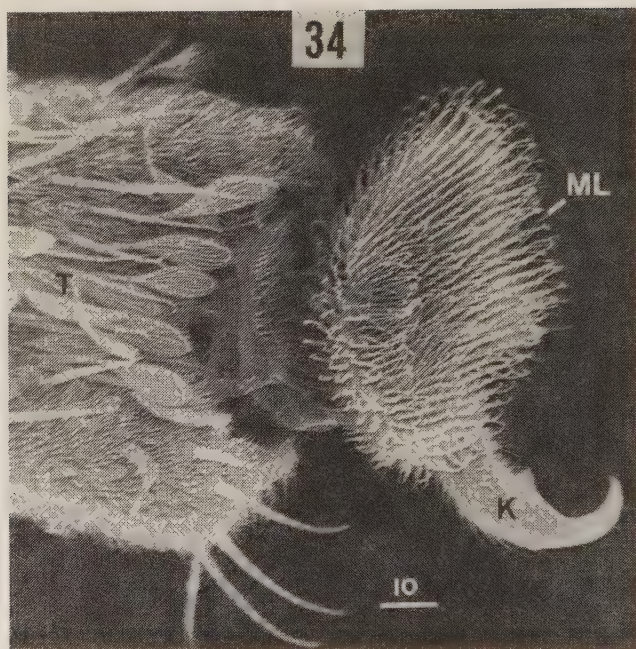
M73+71+72 Ptychoptera albimana F. (10 mm) :

Praetarsus ventral + dorsal + lateral .

Bei Abb. M72 Ventralseite (VS) oben im Bild. -

Auffällig sind hier wieder die Trichombüschel der paarigen Basungualsklerite (BS).

DE MEIJERE (1901: p. 436) hält das lappige Gebilde (Me; vgl. Abb. 33b) an der Basis des Haftlappens (ML) für ein rudimentäres Arolium und bezeichnet damit Ptychoptera als " ein wichtiges Bindeglied zwischen Tipuliden und den übrigen Dipteren, wie es auch in andern Hinsichten der Fall ist " . Diese Homologisierung erscheint zwar naheliegend und interessant, aber sehr spekulativ (s. 7.6.2.). Man müßte vor allem klären, inwieweit die 3 Homologiekriterien erfüllt sind: Lage!? Spezielle Qualität?? Kontinuität (Zwischenformen)? Jedenfalls zeigt dieses offenbar sehr zarte membranöse Gebilde in den REM-Aufnahmen (z.B. Abb. 33b) sehr wenig Ähnlichkeit mit einem Arolium. Auch dürfte seine dorsale Lage nicht so recht der mehr ventralen Lage des Aroliums entsprechen. Wahrscheinlich handelt es sich dabei nur um eine etwas ausgedehnte biegsame Membran, die den Haftlappen und die Krallenbasen (?) mit der Basis des Praetarsus und dem Tarsalrand flexibel verbindet.



M 94

P s y c h o d i d a e

Bei diesen Schmetterlingsmücken trägt der Tarsus neben Haaren und Borsten vor allem die für diese Familie namensgebenden Schuppen (s. Abb. 34).

34 Pericoma* spec. ♀ (2,5 mm) :

Praetarsus ohne rechte Krallen ventral. p2. REM.

Die Hafttrichome des einen Haftlappens (ML) sind hier bereits geknüpft, aber ihre Endverbreiterungen sind - wie bei Ptychopteridae - nur sehr schwach entwickelt.

Bei 2 anderen (noch kleineren) mit REM untersuchten Psychodidae-Arten ergab sich ein sehr ähnliches Bild.

35 Pericoma* spec. ♀ (1,5 mm) :

Isolierter Mediolobus (ML) mit den 2 Basungualskleriten (BS) und der linken Krallen (K) ventral. p3. LM.

Diese LM-Aufnahme zeigt, daß auch bei den Psychodidae 2 typische B a s u n g u a l s k l e r i t e vorhanden sind. Sie heben sich durch ihre insbesondere basal dunklere Färbung einigermaßen vom kurzen, breiten Haftlappen ab und liegen - soweit erkennbar - unmittelbar an dessen Basis. In Abb. 34 und M94 sind sie offenbar vom Haftlappen verdeckt.

M94 Psychoda sexpunctata CURTIS : Praetarsus ventral.

Diese Skizze zeigt, daß auch DE MEIJERE (1901) bei Psychodidae keine Pulvillen gefunden hat.

Bei solchen winzigen Mücken (s. auch Abb. 34) ist der Haftlappen (ML) relativ zum Tarsenendglied (T) sehr klein.

Infraordo Culicomorpha

Bei dieser Gruppe treten erstmalig im System der Diptera 2 seitliche Haftlappen, die *P u l v i l l e n* (P), und zwischen ihnen ein "*e m p o d i u m a r t i g e r*" *A n h a n g* (E) auf. Beide Anhänge unterliegen allgemein ⁺ starken Veränderungen (s. Tab. 2). Dabei handelt es sich sehr oft um Reduktionen (?), die im allgemeinen wohl auf das geringe Körpergewicht der fast durchweg kleinen und schlanken Mücken sowie auf ihre Lebensweise zurückzuführen sind (s. 7.1.3.1.) .

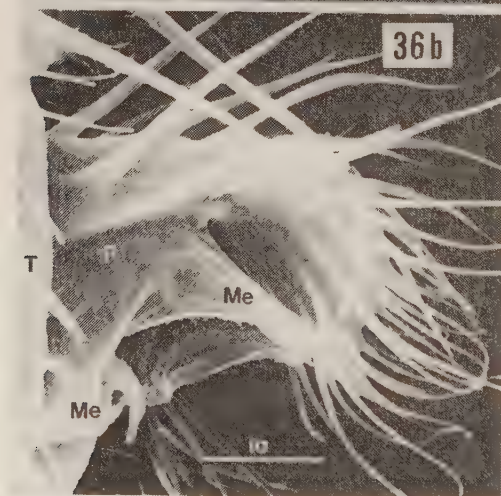
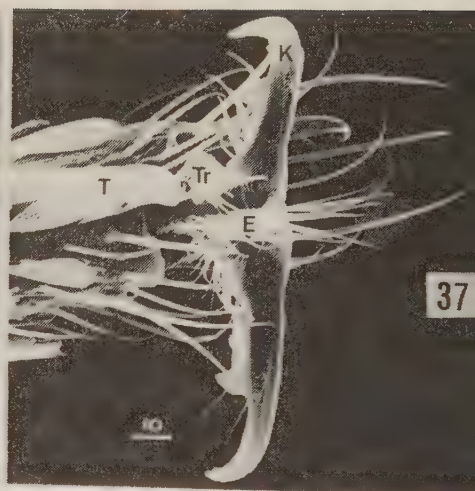
Bei dem medianen praetarsalen Anhang der Culicomorpha ist vielfach schwer zu entscheiden, ob es sich um ein *E m p o - d i u m* (E) o d e r um einen (sehr) schwach entwickelten (rudimentären !?) *M e d i o l o b u s* (ML) handelt: Vgl. die Ähnlichkeit von Abb. 38 mit Abb. 36, 37, 42 ! Wie unter anderem lichtmikroskopische Beobachtungen an Culicidae zeigten, scheint aber meist eher ein direkter Fortsatz der Streckplatte (= Empodium) vorzuliegen, so wie es auch DE MEIJERE (1901) offenbar gesehen hat (s. Abb. M90+91). Daher wird - allerdings nur mit Vorbehalt - die Bezeichnung Empodium verwendet, soweit dieser mittlere Anhang nicht deutlich als Haftlappen ausgebildet ist (s. Abb. 38-40). Möglicherweise sind beide Ausbildungsformen zueinander homolog und wären somit beide als Empodium oder aber als Mediolobus zu bezeichnen. So ist es auch durchaus möglich, daß zwischen diesem "Empodium" bzw. "Mediolobus" und dem Empodium bzw. Mediolobus der Brachycera keine Homologie besteht, sondern daß es sich um unabhängig voneinander entwickelte, also konvergente Bildungen handelt (s. p. 363).

Aufgrund dieser Schwierigkeiten soll bei den Culicomorpha für die Bezeichnung dieses mittleren Anhangs hier im wesentlichen nur die äußere Erscheinungsform maßgebend sein. Eine endgültige Klärung der Verhältnisse muß zukünftigen spezielleren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Das Empodium der Culicomorpha trägt meistens zahlreiche lange *Trichome*. Das kann möglicherweise eine Anpassung dieser Mücken an das Laufen auf der Wasseroberfläche nach dem Schlüpfen aus der aquatischen Puppe sein (vgl. Abb. 71, 72 !). (HASENFUSS: Mündl. Mitt. 1983) .

Folgende Beobachtung vermag diese Hypothese zu stützen:

Wenn die Pulvillen wohlentwickelt sind (und ventral lange Trichome tragen), so besteht offenbar die Tendenz, daß das Empodium nur wenige Trichome ausbildet: s. Abb. 36a, M85 . Umgekehrt scheint das Empodium meist viele lange Trichome zu tragen, wenn die Pulvillen rudimentär* sind: s. Abb. 37, M93, M87 .



M 93



M 92

M 90



M 91



M 88



M 89

D i x i d a e

M93 Dixa nigra STAEGER (3 mm) : Praetarsus lateral.

Pulvillen fehlen; nur ein fiederartiges Empodium (E) ist vorhanden.

C h a o b o r i d a e

36 Chaoborus spec. ♂ (6 mm) .

36a Praetarsus ventral. p3. REM.

Empodium (E) und Pulvillen (P) z.T. verschmutzt. -

Die sehr langen Hafttrichome weisen nur minimale Endverbreiterungen auf (s. Abb. 36b). Diese dürften hier auch keine besondere Rolle mehr spielen, da bei diesen Trichomen wahrscheinlich ein großer Teil ihres langen Schaftes der Unterlage angelegt wird.

Gut erkennbar ist hier die Basis des rechten Pulvillus sowie die längliche Streckplatte (U) mit ihrer typischen schuppenartigen Oberfläche. Das Empodium trägt nur sehr wenige Trichome und ist offenbar apical verbreitert (falls es sich dabei nicht um verbindende Membran handelt). Es scheint hier ein direkter Fortsatz der Streckplatte zu sein.

36b Linker Pulvillus (P) dorsal. p1. REM.

Die feine Längsrillen aufweisenden Hafttrichome setzen hier teilweise auf der glatten (!) Oberseite des kleinen Pulvillus an. Diese trägt median und basal Teile der membranösen Kutikula (Me), die den Pulvillus dorsolateral mit der äußeren Basis der hier extrahierten linken Krallen verbindet.

M92 Chaoborus crystallinus DE GEER ♂ :

Praetarsus lateral. p1.

Ventralseite oben im Bild. -

Das Empodium (E) besteht bei dieser Art nur aus ganz wenigen Trichomen; die Pulvillen (P) stellen ein Trichombüschel dar, ähnlich wie bei Abb. 37.

C u l i c i d a e

Bei dieser Familie sind die Praetarsen ähnlich entwickelt wie bei den nah verwandten Chaoboridae. So konnte bei einem nicht determinierten, mit REM untersuchten Culicidae-♂ ein Praetarsus gefunden werden, der dem von Abb. 36a weitgehend gleicht.

Die K r a l l e n (K) sind meist gut ausgebildet, oft gezähnt (Abb. 37), manchmal auch beim selben Individuum an verschiedenen Tarsen unterschiedlich (s. Abb. M90 + M91) oder aber am selben Tarsus ungleich entwickelt: s. Abb. M90, Tab. 2 und MOHRIG (1969).

37 Aedes sticticus** MEIGEN ♀ (5 mm) :

Eingezogener Praetarsus ventral. p3. REM.

Bei vielen Culicidae stehen wie hier an der Stelle der 2 Pulvillen nur 2 Büschel von Trichomen (Tr). Diese sind wohl als "übriggebliebene" Pulvillus-Sklerite "ehemaliger" Pulvillen - d.h. als Rudimente von Pulvillen - zu betrachten. Weniger wahrscheinlich erscheint die Annahme, daß es sich dabei um Orimente der Pulvillen handelt; man müßte sie dann als Basungualsklerite bezeichnen (s. 7.7.3.) .

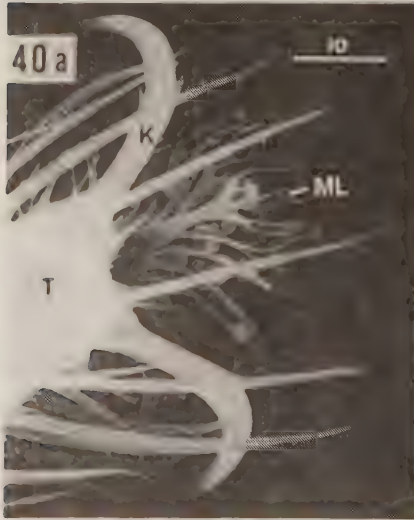
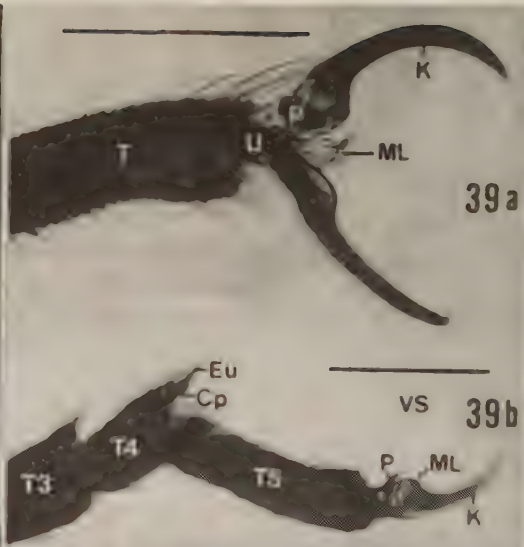
Theobaldia annulata SCHRANK ♂ : Praetarsen lateral.

- M90 p1. Bei dieser Art bestehen zwischen vorderen und hinteren Praetarsen nur Unterschiede bezüglich der Krallen (K). Das Empodium (E) ist bei beiden setiform, mit Trichomen besetzt und als direkter Fortsatz der Streckplatte (U) erkennbar.
- M91 p3. Von Pulvillen fehlt jede Spur.

Culex pipiens L. ♂ (5 mm) : Praetarsen lateral.

- M88 p1.
- M89 p3. Ventralseite oben gelegen. -

Auch hier haben die ♂♂ außen am Vordertarsus jeweils eine stark vergrößerte Kralle (K), die ventral in der Mitte einen "Zahn" trägt. Empodium (E) und Pulvillen (P) zeigen nur geringere Unterschiede zu den Mittel- und Hintertarsen.



Simuliidae

38 Boophthora** sericata MEIGEN ♀ (2,5 mm) :

Praetarsus ventral. p2. REM.

Hier sind die Pulvillen (P) und der Mediolobus (ML) als $\pm$ kleine Büschel von ungeknöpften Trichomen entwickelt (Reduktion !?). Diese minimale Ausbildung der Haftlappen muß wohl in erster Linie durch die Kleinheit der Simuliidae erklärt werden (s. 7.1.3.1.) und dürfte weitgehend repräsentativ für die gesamte Familie sein.

Die nur mit ihrem Ende freiliegende, kleine, schuppige Streckplatte (U) ist nur sehr undeutlich erkennbar.

39 Wilhelmia lineata* MEIGEN ♀ (2,5 mm). LM.

39a Praetarsus ventral. p3.

Die rechte Krallen (K) liegt lateral, die linke Krallen etwa ventral (wie in Abb. 38). -

Bei den hier mit P bezeichneten, dunkleren (also etwas sklerotisierten), paarigen Teilen handelt es sich vermutlich um rudimentäre Pulvillen (Pulvillus-Sklerite).

Im LM-Präparat läßt sich durch Fokussieren die sehr dunkle, längliche Streckplatte (U) in ihren Umrissen klar erkennen. Sie ist vom weitgehend transparenten Mediolobus (ML) optisch deutlich abgesetzt. Dieser ist daher - und auch schon vom Habitus her (vgl. Abb. 38) - wohl als Haftlappen und nicht als breites Empodium zu werten.

39b Endabschnitt des Tarsus lateral. p2.

Ventralseite (VS) oben im Bild. - Linke Krallen entfernt. -

Wilhelmia lineata* trägt als zusätzliche Haftenrichtung eine Euplantula (Eu). Dieses Sohlenbläschen liegt an der verlängerten Ventralseite des 4. Tarsengliedes (T4), die ENDERLEIN (1936: p. 38) als Fersenspatel (= Calcipala = Cp) bezeichnet.

C e r a t o p o g o n i d a e

40 Forcipomyia spec. ♀ (2 mm). REM.

40a Praetarsus dorsal. p1.

Der Mediolobus (ML), der hier durch kugelige Fremdpartikel (Pollen!?) verschmutzt ist, besteht lediglich aus einem apicad schmaler werdenden Mittelstamm, von dem beiderseits lange, apicad sich verjüngende, geknöpfte Hafttrichome abzweigen. Die Haftlappen-Oberseite weist sehr feine Längsrillen auf, die auch auf die Hafttrichome übergehen.

40b Praetarsus (ventro)lateral. p3.

Haftlappen (ML) verunreinigt. -

Das vor der Krallenbasis gelegene Trichombüschel kann wohl als Rudiment eines Pulvillus (P) interpretiert werden (Pulvillus-Sklerit).

Hinweis auf Abbildungen von DE MEIJERE (1901) :

M78+79: *Ceratopogon rostratus* WINNERTZ:

Praetarsus lateral + ventral.

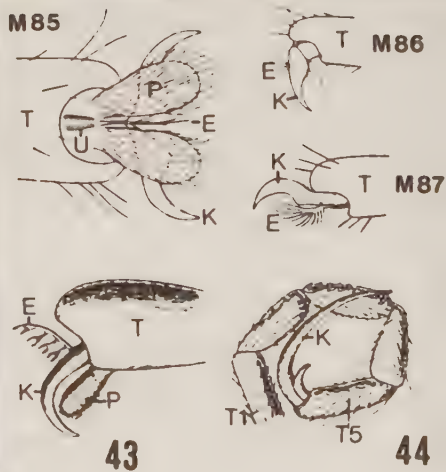
M81: *Ceratopogon pavidus* WINNERTZ: Praetarsus lateral.

Bei diesen beiden Arten ist ein wohlentwickelter Mediolobus vorhanden; die Krallen sind ungezähnt und normal entwickelt.

M82: *Ceratopogon venustus* MEIGEN: Praetarsus lateral.

Krallen stark entwickelt, mit Basalzahn; Haftlappen völlig rudimentär.

Demnach finden sich beide Extremformen der Haftlappen-Ausbildung innerhalb dieser einen Gattung.



C h i r o n o m i d a e

41 Fleuria lacustris KIEFFER ♀ (6 mm). REM.

41a Praetarsus (dorso)lateral. p3.

Basis rechts im Bild. -

Ungewöhnlich erscheint hier die relativ weite Distanz zwischen Krallenbasis und Tarsenendglied (T).

Die kleine Trichomreihe (Tr) an der äußersten Basis des Pulvillus (P) gehört wohl zum Trichombesatz des Pulvillus-Sklerits.

Das fiederartige Empodium (E) hat den Habitus eines stark verzweigten, bäumchenartigen Trichoms. Die Frage, ob und wann es normalerweise so aufgerichtet getragen wird, muß offen bleiben (vgl. Abb. 41b). Möglicherweise handelt es sich dabei nur um einen Trocknungseffekt.

41b Praetarsus ohne rechte Kralle dorsal. p2.

Bei dieser Art ist die Oberfläche der relativ flächigen Pulvillen (P) fast ganz glatt. Die feinen Hafttrichome sind z.T. gegabelt bzw. verzweigt und an ihrer Spitze nur sehr wenig verbreitert.

Das Empodium (E), das von einer langen Borste (B) des Tarsenendgliedes (T) überragt wird, steht hier offensichtlich nicht in (so) aufgerichteter Stellung wie in Abb. 41a.

42 Microtendipes pedellus DE GEER ♂ (6 mm) :

Praetarsus etwa ventral. REM.

Die Pulvillen (P) sind hier sehr ähnlich entwickelt wie bei Chaoboridae (Abb. 36a), nur weisen die Hafttrichome überhaupt keine Endverbreiterungen (mehr*) auf.

Die schmale Streckplatte (U) ist mit ihrer querverlaufenden Struktur ebenfalls gleichartig gebaut.

Das Empodium (E) besteht aus langen Trichomen und ist von den Pulvillen optisch nicht deutlich abgegrenzt.

M85 Chironomus rufipes L. :

Praetarsus ventral. Ähnlich Abb. 42.

M86 Metriocnemus albolineatus MEIGEN :

Praetarsus lateral (Basis rechts).

M87 Clinotanypus nervosus MEIGEN :

Praetarsus lateral (Basis rechts).

Abb. 9+4 von KIEFFER (1900) :

43 Glyptotendipes viridis MACQUART :

Praetarsus lateral (Basis rechts).

Ähnlich Abb. 41a.

44 Ceratolophus femoratus MEIGEN : Tarsus lateral.

Bei dieser Art dient der Tarsus offenbar zu Umklammern von dünnen Gegenständen, etwa Teilen der Vegetation (vgl. Abb. 29c). Wohl nur so ist die immense Verlängerung der einen Krallen (K) zu verstehen.

Alle diese Abbildungen der Literatur zeigen die beachtliche Vielgestaltigkeit der praetarsalen Anhänge innerhalb der Chironomidae. Sehr oft sind Pulvillen und/oder Empodien + schwach entwickelt oder fehlen ganz, wobei wohl Reduktion anzunehmen ist. Häufig sind sie fiederartig gestaltet wie das Empodium (E) in Abb. M87 und 43.

Infraordo Bibionomorpha (vgl. Abb. 92c)

Hier treten erstmalig im System der Diptera (s. Tab. 2)
3 gleichartige pulvilliforme Haftlappen auf, die ventral
- wie bei den Brachycera - dicht mit Hafttrichomen besetzt
sind (s. Abb. 46a) .



M 106

Anisopodidae

45 + M106 Syvicola fenestralis* SCOPOLI ♀ (7 mm) .

45a Praetarsus ventral. p3. REM.

Hier liegt auch die Basis des Praetarsus mit der schuppigen, basal tief eingebuchteten Streckplatte (U) ventral frei. An diese setzt oberflächlich direkt der Medilobus (ML) mit seiner verlängerten Basis an, deren ungeknöpfte Trichome in apicaler Richtung kontinuierlich länger werden und in geknöpfte Hafttrichome übergehen. So entsteht im Bild der Eindruck, als wäre der Medilobus - wie ein Empodium (s. 4.7.1.) - ein direkter Fortsatz der Streckplatte. Das betrifft aber nur die Ventralfläche dieses Haftlappens; dorsal ist er zwischen den Krallenbasen eingefügt (s. Abb. 7; 4.8.2.).

Die kleinen Pulvillen (P), deren Hafttrichome (noch?) keine Endknöpfe besitzen, stellen vermutlich eher Orimente als Rudimente dar.

45b Praetarsus dorsal. p1. REM.

Lange Borsten vom Tarsenendglied (T) z.T. entfernt. -

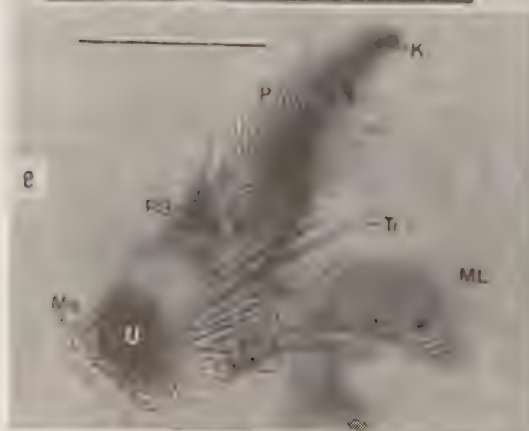
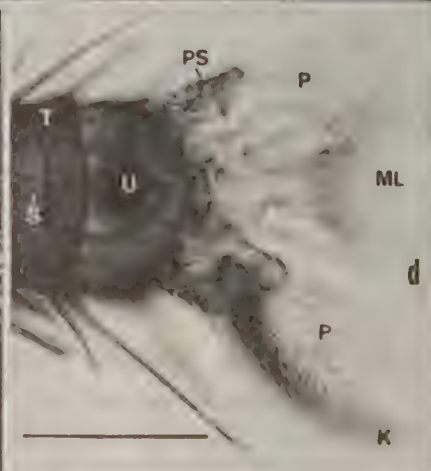
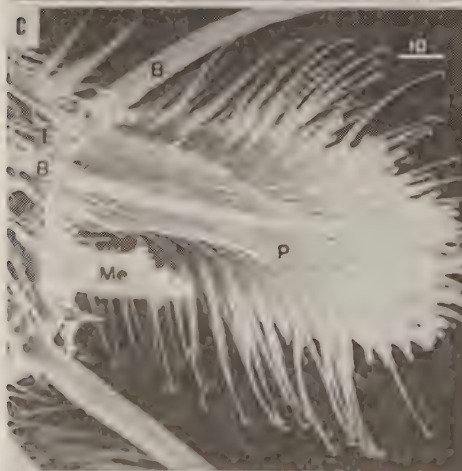
Hier wurde der Medilobus (ML) bei der Präparation durch Andrücken an die Unterlage etwas gestreckt, so daß seine schmale stielartige Basis dorsal besser sichtbar wird. Seine Oberseite ist mit Trichomen besetzt, die auf der Fläche kurz, am Rande länger sind.

45c Praetarsus ventral. p3. LM.

Streckplatte (U) und Pulvillen (P) sind offensichtlich nur schwach sklerotisiert. Die Basis des Medilobus (ML) wird im Innern durch ein dreieckiges Sklerit* (dunkler) stabilisiert.

M106 Praetarsus ventral.

In dieser Skizze sind die Pulvillen (P) wohl etwas zu klein dargestellt.



M 105

B i b i o n i d a e

46 Philia febrilis L. ♀ (4 mm) .

46a Praetarsus ventral. REM.

3 solche etwa gleich große pulvilliforme Haftlappen kommen wohl allgemein bei Bibionidae vor.

Die Basis des Praetarsus mit der Streckplatte ist hier im Tarsenendglied (T) verborgen.

Eine Besonderheit, die bei Diptera sehr selten gefunden wurde, stellen die beiden l a n g e n borstenförmigen T r i c h o m e (Tr) dar, die ventral am Praetarsus (!) vor der Basis des Mediolobus (ML) entspringen. Bei stärkerer Vergrößerung konnte erkannt werden, daß ihre Ansatzstelle kontinuierlich ist und somit keinen ringförmigen Wulst bildet, wie er für die allermeisten Borsten typisch wäre (s. Abb. 17, 18, 25e, 26a-e). Außerdem inserieren diese 2 langen Trichome ohne Platzaussparung zwischen den kleineren Trichomen. Solche ⁺ langen Trichome, von denen oft auch mehr als 2 vorhanden sind, treten auch bei anderen Arten der Bibionidae zwischen den Haftlappen auf: s. Abb. M105, 47. Das gilt wahrscheinlich für diese Familie allgemein. - Zur funktionellen Bedeutung s. 4.2.2. und p. 58.

46b Praetarsus dorsal. REM.

Dieser Praetarsus ist weit eingezogen; die Krallen (K) stehen daher senkrecht (Dorsalseite oben) und bilden einen großen Innenwinkel zueinander (gespreizte Krallen).

Die Oberseite der Haftlappen weist parallele Längsrillen auf, wie sie ⁺ ähnlich auch bei vielen Brachycera vorkommen. Der Mediolobus (ML) ist median etwas anders strukturiert als die Pulvillen (P).

46c Linker Pulvillus (P) dorsal (am Tarsus T). REM.

Hafttrichome im apicalen Bereich abgebrochen. - Linke Kralle entfernt; an der Ansatzstelle ist noch ein Stück der verbindenden Membran (Me) der Krallenbasis übrig geblieben.

Bei dieser stärkeren Vergrößerung sind vor allem die Längsrillen sowie die relativ sehr langen Hafttrichome und deren Ansatz deutlicher erkennbar. Das Pulvillus-Sklerit liegt unter dem Tarsalrand verborgen.

46d Praetarsus ohne rechte Kralle ventral. p3. LM.

Borsten z.T. entfernt. - Haftlappen apical nach dorsal umgebogen, so daß nicht ihre gesamte Ventralfläche (scharf) sichtbar ist.

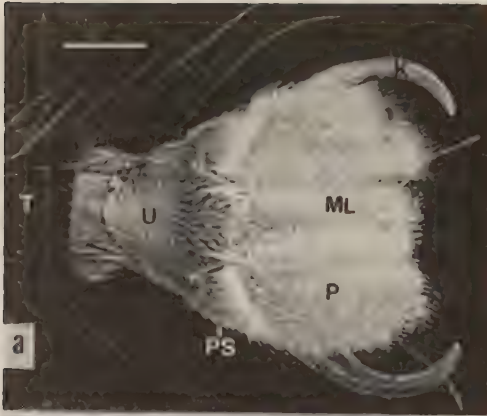
Hier ist der Praetarsus viel mehr gestreckt als in Abb. 46a. Daher liegt die schuppige Streckplatte (U) ventral frei. Ihre dunkle Pigmentierung deutet auf stärkere Sklerotisierung hin. Das gilt in geringerem Maße auch für die Pulvillus-Sklerite (PS). Sie sind typisch (wie auch bei Brachycera) entwickelt, tragen lange Trichome und inserieren mit ihrer Basis weit median, nahe am normal entwickelten Krallenhöcker (nicht im Bild).

46e Isolierter Praetarsus ohne linken Krallen-Pulvillus-Komplex ventral. p3. LM.

An der Basis der basal sehr dunklen Streckplatte (U) hängt membranöse Kutikula (Me), welche die Verbindung zur (hier abgerissenen) Krallensehne (S in Abb. 46d) herstellt.

Analog Abb. 47 muß wohl der distale, schwächer sklerotisierte (membranöse?) Bereich mit den Trichomen bis zur Basis des Medilobus (ML) als distaler Teil der Streckplatte aufgefaßt werden.

M105 Praetarsus ventral (entspricht Abb. 46a+d) .



47 Bibio marci L. (11 mm) .

Hafttrichome s. Abb. 11 .

47a Gestreckter Praetarsus ventral. p1. ♂. REM .

Aufgrund der tiefen ventralen Einbuchtung des Tarsenendgliedes (T) liegt hier die Basis des Praetarsus mit der Streckplatte (U) völlig frei. Die daran proximal ansetzende Krallensehne (S in Abb. 47d) liegt offensichtlich unter membranöser Kutikula verborgen.

Wie bei "entspanntem" Praetarsus zu erwarten, sind die Haftlappen etwas nach dorsal gebogen und eng zusammengedrängt, so daß sie einander teilweise überlappen. Dagegen stehen sie bei weiter eingezogenem Praetarsus wie in Abb. 47c weiter auseinander.

47b Ausschnitt von Abb. 47a: Basis des Praetarsus ventral.

Die basal nicht eingebuchtete S t r e c k p l a t t e (U) reicht hier offensichtlich bis zur ventralen Basis des Mediolobus (ML). Das konnte durch lichtmikroskopische Betrachtung eines Praetarsus (s. Abb. 47d) bestätigt werden. Die schuppenartige Oberfläche der Basalhälfte der Streckplatte geht median etwas kontinuierlich in mit Trichomen besetzte Oberfläche über. Distal bildet die Streckplatte 2 Vorderecken, die je eine Gruppe von 4 langen Trichomen (Tr) tragen: vgl. Abb. 46a .

Die Pulvillus-Sklerite (PS) sind über membranöse Kutikula (Me) mit der Streckplatte und mit der dorsalen Innenwand des Tarsenendgliedes (T) verbunden.

47c Praetarsus ohne Krallen dorsal. p2. ♀. REM.

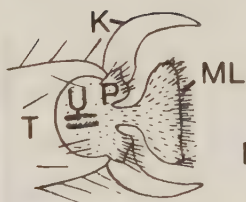
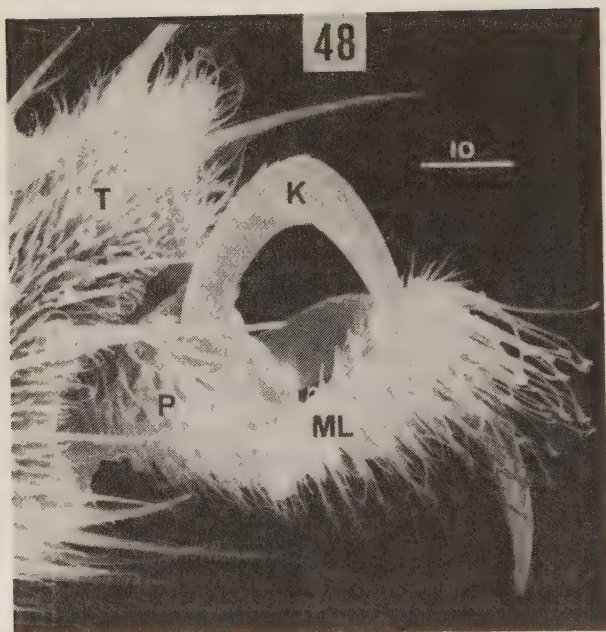
Lange Borsten z.T. entfernt. -

Die Oberseite der 3 Haftlappen mit ihren Längsrillen ist ähnlich ausgebildet wie bei vielen Brachycera (vgl. Abb. 63c, 78a, 80, 83d, 87b). Der Mediolobus (ML) zeigt wie sooft median eine etwas andere Oberflächenstruktur als die Pulvillen (P).

Die Pulvillus-Sklerite (PS) sind hier sogar dorsal z.T. sichtbar. Die an ihnen apical ansetzenden erhabenen Längsrippen (Rp) sind nicht zum Pulvillus-Sklerit, sondern zum Haftpulvillus (s. 4.9.; 4.9.2.1.) zu rechnen.

47d Isolierter Praetarsus ventral. p3. ♀. LM.

Hier ist noch ein dunkles (stark sklerotisiertes) Fragment vom rechten dorsalen Tarsalrand (T) erhalten, das apical etwas über die Mitte des Praetarsus hinausreicht und als dunkler Schatten hindurchscheint. Die Streckplatte (U) ist also nur basal so stark sklerotisiert (dunkelbraun); im übrigen apicalen Teil ist sie ziemlich gleichmäßig heller braun gefärbt. Ihr Rand ist im LM-Präparat von umgebender transparenter Membran durchaus zu unterscheiden.



M 103



M 104



M 77

C e c i d o m y i i d a e

M77 Rhabdophaga rosaria LOEW (4 mm): Praetarsus ventral.

Ein derartiger kleiner pulvilliiformer Medioloobus (ML) dürfte bei den Cecidomyiidae im allgemeinen ausgebildet sein.

S c a t o p s i d a e

48 Scatopse spec. ♀ (2,5 mm): Praetarsus lateral. REM.

Hier finden sich ein wohlentwickelter Mediolobus (ML) und 2 äußerst schwach entwickelte (rudimentäre?) Pulvillen (P), von denen anscheinend nur die beiden apical dicht mit einfachen Trichomen besetzten Pulvillus-Sklerite* ausgebildet (übrig geblieben?) sind (ebenso wie in Abb. M103).

Der Mediolobus trägt dorsal kurze Trichome und ventral sehr lange und dünne Hafttrichome. Nur einige apicale Hafttrichome weisen große spatelartige Endverbreiterungen auf; bei den übrigen Hafttrichomen sind die Enden - soweit erkennbar - schwach oder gar nicht verbreitert (sofern sie nicht vielleicht bei der Präparation abgebrochen sind).

M103 Scatopse notata L. (3 mm) (Scatopsinae) :

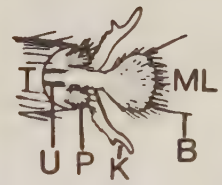
Praetarsus ventral.

Hier kann man die schmale stielartige Basis des Mediolo- bus (ML) erkennen, die für die Gattung charakteristisch zu sein scheint. - Die schmale, lateral quergeriefte Streck- platte (U) ist ähnlich wie bei vielen Culicomorpha (vgl. Abb. 36a, 42, M85).

M104 Aspistes berolinensis MEIGEN (2,5 mm) (Aspistinae) :

Praetarsus ventral.

Die hier neben einem pulvilliiformen Mediolobus (ML) s e t i f o r m entwickelten Pulvillen (P) dürften inner- halb der Diptera einzigartig sein (wenn man vielleicht von gewissen fiederartigen Pulvillen der Culicomorpha einmal absieht). Solche borstenförmigen Pulvillen müssen wohl eine spezielle Bedeutung haben; denn als bloße Rudimente* (wie in Abb. M103) sind sie sicher nicht anzusehen. Die Frage nach dem biologischen Sinn muß offen bleiben.



M 75



M 76

D i t o m y i i d a e

- 49
- Ditomyia fasciata
- MEIGEN ♀ (6 mm) :

Eingezogener Praetarsus ventral. REM.

Das Empodium* (E) scheint hier ein direkter Fortsatz der Streckplatte (U) zu sein; daher muß es wahrscheinlich als solches und nicht als mittlerer Haftlappen bezeichnet werden. - Die Pulvillen (P) und die ventralen Trichome sind so schwach entwickelt (reduziert?), daß sie für die Haftung wohl kaum mehr eine Rolle spielen. - Die nur teilweise erkennbare schmale Streckplatte weist beiderseits eine breite schuppenartige Felderung auf.

Ventral an jeder Krallenbasis entspringt je ein langes Trichom (Tr). Es ist hier nur bei der linken Kralle (K) sichtbar und nach ventral gerichtet; seine wahre Länge beträgt ca. 2/3 der Krallenlänge.

M y c e t o p h i l i d a e

- M75
- Mycetophila spec.
- :
- Praetarsus ventral.

Die sehr schwach entwickelten (rudimentären?) Pulvillen (P) und der basal gestielte Medilobus (ML) sind wohl bei den meisten Mycetophilidae in ähnlicher Ausbildung vorhanden, ebenso bei verwandten Familien (vgl. Abb. M103, M76).

B bezeichnet eine vorragende Borste am dorsalen Endrand des letzten Tarsengliedes (T).

S c i a r i d a e

- 50
- Bradysia rufescens
- Gruppe ♂ (2,5 mm) :

Eingezogener Praetarsus ventral. REM.

Bei dieser sehr kleinen Art sind alle 3 Haftlappen (ML + 2 P) als Büschel langer, z.T. geknöpfter Hafttrichome entwickelt (reduziert?).

- M76
- Lycoria thomae
- L. (5,5 mm) :
- Praetarsus ventral.

Hier sind die Haftlappen nicht so schwach ausgebildet wie in Abb. 50.

Subordo Brachycera (= Fliegen)

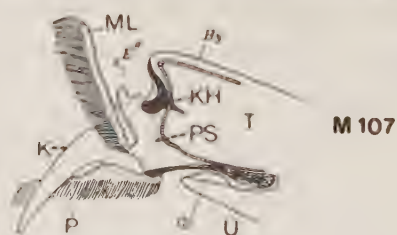
Infraordo Homoeodactyla (= Tabanomorpha)

(vgl. Abb. 92c)

Die Vertreter dieser ursprünglichen Gruppe tragen - wie schon der Name sagt - in aller Regel 3 gleichartige pulvilliforme Haftlappen (s. Abb. 7, 51-58), die alle ventral einen dichten Besatz von Hafttrichomen aufweisen.

Der mittlere Haftlappen, der M e d i o l o b u s (ML), trägt - wie auch oftmals die beiden Pulvillen (P) - in seiner basalen Hälfte gewöhnlich eine ⁺ ausgedehnte erhabene (s. 4.8.2.) M i t t e l z o n e, die nach distal zunehmend flacher wird und ⁺ kontinuierlich ausläuft (s. Abb. 7a+b, 51b, 53b, 54b, 58c). Diese ist - wie im lichtmikroskopischen Präparat zu erkennen ist (s. Abb. 3a, 7e, 47d) - wohl hauptsächlich an der dorsalen Oberfläche etwas sklerotisiert und dient daher wohl zur Versteifung des Haftlappens.

Die Basis der Pulvillen (P) besteht - wie bei den übrigen Brachycera - jeweils aus einem Pulvillus-Sklerit (PS), das allerdings bei nicht vom Tarsus abpräparierten Praetarsen im allgemeinen nicht oder nur zu einem geringen Teil sichtbar ist, da es in Dorsalansicht unter dem Tarsenennglied (T) verborgen liegt.



C o e n o m y i i d a e

- 51 Coenomyia ferruginea SCOPOLI (17 mm). REM.

- 51a Praetarsus ventral. p1. ♂.

Im Gegensatz zu den abgebildeten Arten anderer Familien ist der Mediolobus (ML) hier deutlich länger und schmaler als die Pulvillen (P).

- 51b Praetarsus ohne Krallen dorsal. p3. ♀.

Lange Borsten entfernt. - Daß der Mediolobus (ML) basal abgebrochen ist, liegt an seiner membranösen Verbindung zu den Basen der hier abpräparierten Krallen. Wie die Pulvillen (P) ist er dorsal dicht mit kurzen Trichomen übersät.

S t r a t i o m y i d a e

- 52 Stratiomya chamaeleon L. ♂ (15 mm). REM.

- 52a Praetarsus ventral.

Tarsenendglied (T) und Basis des Praetarsus bei der Präparation median beschädigt. -

Die aus dem Tarsenendglied hervorragende Streckplatte (U) ist an ihrer typischen schuppenartigen Oberfläche erkennbar. Die membranöse Kutikula-Oberfläche (Me) an der Basis der Haftlappen trägt hingegen Mikrotrichien.

- 52b Praetarsus dorsal.

Einige Borsten abgebrochen. - Die dorsale Oberfläche des Mediolobus (ML) ist glatter und weniger dicht mit kurzen Trichomen besetzt als die Oberseite der Pulvillen (P). -

Die ziemlich gespreizten Krallen (K) stehen senkrecht, so daß ihre Dorsalseite nach oben gekehrt ist.

M107 Stratiomya furcata F. :Medianer Längsschnitt durch den Praetarsus.

Basis rechts. - Hy = Hypodermis; Gf = "Gleitfläche" .

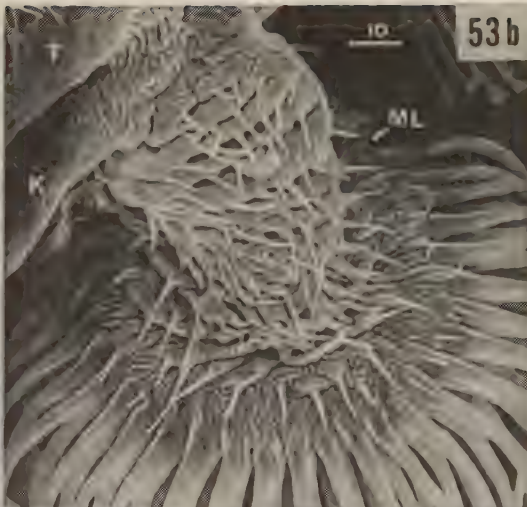
Hier gilt wohl prinzipiell das gleiche wie bei Ptychopteridae (s. Abb. M71-73 und p. 193):

Die mit "E" bezeichnete Aufwölbung hält DE MEIJERE (1901) für ein rudimentäres Arolium. Diese Homologisierung erscheint sehr gewagt (s. 7.6.2.) .

53 a



53 b



54 a



54 b

53 Chloromyia formosa SCOPOLI ♂ (9 mm). REM.

53a Eingezogener Praetarsus dorsal.

Die senkrecht stehenden Krallen (K) sind stark gespreizt und bilden einen Innenwinkel von fast 180° zueinander.

53b Mediolobus (ML) dorsal.

Diese kleine Art besitzt besonders langstielige Hafttrichome, die an der Basis - soweit erkennbar - z.T. gegabelt sind. - Die wohl oberflächlich etwas sklerotisierte erhabene basale Mittelzone des Haftlappens kann mit ihren zahlreichen Trichomen und Zerklüftungen wahrscheinlich als Lipid-Reservoir für die Haftlappen-Unterseite dienen (s. 4.9.2.2.) .

R h a g i o n i d a e

54 Rhagio scolopacea L. ♀ (11 mm). p3. REM.

54a Praetarsus ventral.

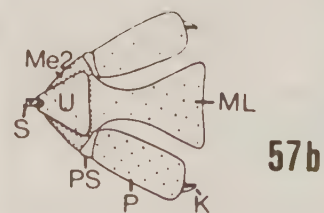
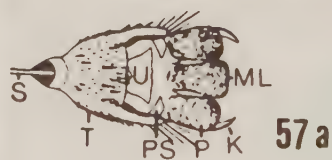
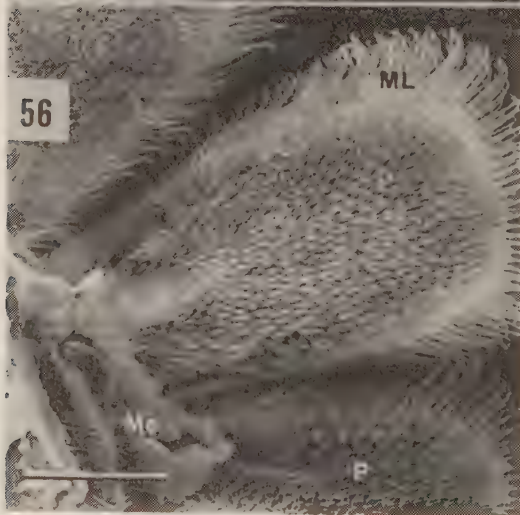
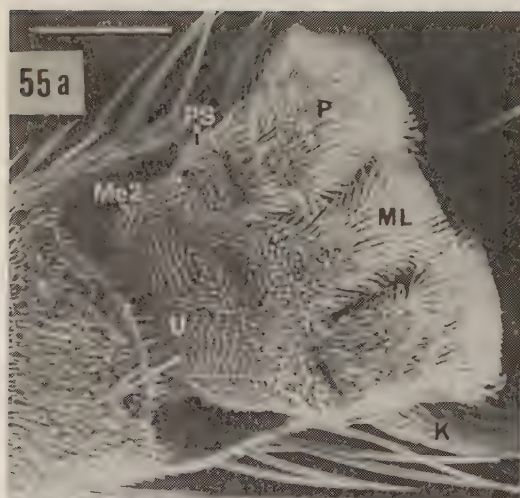
Hafttrichome z.T. abgebrochen. -

Hier ist von der Streckplatte nur das Ende ihrer schuppenartigen Oberfläche sichtbar. Diese geht distal nahtlos in die mit Mikrotrichien bestandene Oberfläche der membranösen Kutikula an der Basis der Haftlappen über.

54b Praetarsus ohne Krallen dorsal.

Lange Borsten entfernt. -

Die Oberfläche aller 3 Haftlappen ist hier dicht mit $\pm$ kurzen Trichomen besetzt, die in der Regel zur Spitze bzw. zur Peripherie des Haftlappens gerichtet sind. - An der Basis der Pulvillen (P) ragen die mit Trichomen besetzten Pulvillus-Sklerite (PS) ein Stück weit unter dem Tarsalrand hervor.



T a b a n i d a e

55 Haematopota pluvialis L. ♀ (9 mm). REM.

55a Praetarsus ventral.

Basis der apical nach dorsal gebogenen Haftlappen (ML + 2 P) etwas beschädigt (3 Druckstellen; Trichome basal z.T. abgebrochen). -

Aufgrund eines großen ventralen Ausschnitts des Tarsenendgliedes (T) liegt hier der weitgehend gestreckte Praetarsus ventral fast völlig frei. Die schuppenartige Oberfläche der breiten Streckplatte (U) läßt median eine schmale Zone mit kurzen Trichomen erkennen und ist lateral gegen die zu den Pulvillus-Skleriten (PS) führenden Membranen (Me2) deutlich abgegrenzt.

55b Praetarsus dorsal.

Hier ist die Stellung der Krallen (K) unterschiedlich: Die linke Kralle ist schräg nach vorne/unten gerichtet, so daß ihre breite Innenseite z.T. sichtbar ist. Die rechte Kralle steht viel steiler (Dorsalseite oben).

Die Oberseite der Haftlappen (ML + 2 P) ist ähnlich strukturiert wie bei den anderen behandelten Homoeodactyla (dichter Trichombesatz etc.).

56 Tabanus bromius* L. ♀ (15 mm) :

Mitte des Praetarsus ohne Krallen dorsal. REM.

Von den Basen der abpräparierten Krallen sind noch Teile der verbindenden Membranen (Me) übrig geblieben. -

Der sich nach distal abflachende Mediolobus (ML) zeigt neben dichtem Trichombesatz die gleiche zäpfchenartige Oberflächenstruktur wie die Pulvillen (P). Sie ist hier stärker ausgeprägt als bei Haematopota (vgl. Abb. 55b).

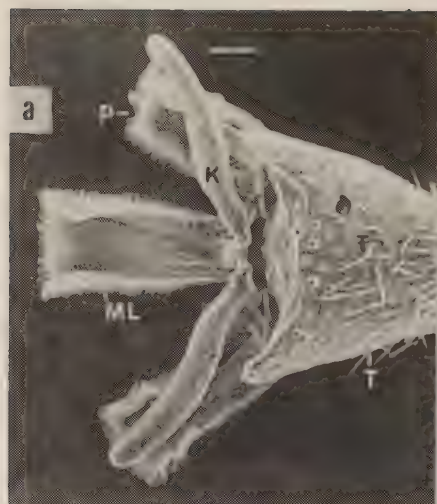
57 Tabanus atratus F.57a Tarsenendglied (T) mit Sehne (S) und Praetarsus ventral:
CRAMPTON (1942: Abb. 8L) .

Diese naturgetreue Skizze eignet sich gut zum Vergleich mit Abb. 55a, entspricht aber dem lichtmikroskopischen Bild. Daher treten die ventralen Sklerite (U + 2 PS) in ihren Umrissen deutlich hervor. Die Pulvillus-Sklerite sehen sogar so aus, als wären sie von den Pulvillen (P) getrennt.

57b Isolierter Praetarsus mit Sehne (S) ventral:
HOLWAY (1935: Abb. 23) .

Bei dieser (etwas) schematisierten Skizze, die wie Abb. 57a dem lichtmikroskopischen Bild entspricht, ist der Mediolobus (ML) wohl etwas zu tailliert gezeichnet.

Die verschiedenen Oberflächenstrukturen sind schematisch dargestellt.



58 Tabanus bovinus* LOEW ♀ (23 mm). p1. REM.

Derselbe Tarsus wie in Abb. 7a . vgl. Abb. 3, 7 .

Basis rechts. -

Lange Borsten vom Tarsenendglied (T) abpräpariert. -

Bei diesem teilweise eingezogenen Praetarsus stehen die Krallen (K) ziemlich senkrecht und ihre Spitzen sind gegen die Unterlage gerichtet; der Krallenwinkel beträgt ca. 130° . Ein wirkungsvolles Einhaken in die Unterlage ist wohl normalerweise erst bei stärkerer Spreizung der Krallen möglich.

Die biegsamen Seitenränder der 3 Haftlappen (ML + 2 P) sind hier infolge der Trocknung z.T. ein wenig nach oben gebogen.

Die zäpfchenartige Oberflächenstruktur der Haftlappen ist mit ihrem dichten Trichombesatz sehr ähnlich wie bei den oben behandelten Homoeodactyla.

58a Praetarsus dorsal.

58b Ausschnitt von Abb. 58a :

Rechter Basalbereich des Praetarsus dorsal.

Dieses Foto zeigt deutlich die mediane Insertion des querliegenden rechten Pulvillus-Sklerits (PS) mit seiner glatten stielartigen Basis sowie seine breite membranöse Verbindung (Me1) zur Krallenbasis.

58c Praetarsus frontolateral.

Rechte Kralle (K) von der basal breiten Innenseite (IS), linke Kralle (K) von der Dorsalseite (DS) sichtbar.

58d Ausschnitt von Abb. 58c : Linkes Pulvillus-Sklerit (PS) mit Membran (Me1) dorsolateral.

Hier zeigt sich, daß die glatte Basis des Pulvillus-Sklerits bogenartig nach innen verläuft. - Die membranöse Verbindung (Me1) zur Kralle (K) weist eine für solche Membranen typische körnige Oberflächenstruktur auf.

B o m b y l i i d a e

Innerhalb dieser Familie können die Pulvillen ganz verschieden stark ausgebildet sein: Es gibt Arten mit wohlentwickelten (s. Abb. 59) und ⁺ schwach entwickelten Pulvillen bis hin zu Arten, bei denen von den Pulvillen nur noch die basalen Pulvillus-Sklerite (PS in Abb. 61) " übrig geblieben*" sind.

Um das Haftvermögen auf glatter Unterlage zu prüfen, wurden einige Bombyliidae lebend gefangen und in Gläsern beobachtet. Erwartungsgemäß entspricht dieses Haftvermögen der relativen Größe der Pulvillen, d.h. dem Verhältnis von Pulvillus-Größe zu Körpergewicht (s. 7.1.3.1.) .

1) Anthrax anthrax* SCHRANK ♀ (10 mm) :

Da diese Art (an allen 3 Beinpaaren) je 2 Pulvillen besitzt, kann sie an der senkrechten Glaswand emporlaufen, aber nur mit Mühe (langsam und breitbeinig laufend); denn ihre schmalen Pulvillen sind nicht besonders groß.

2) Systoechus sulphureus MIKAN ♂ (5 mm) :

Diese kleine Art, die (an allen 3 Beinpaaren) je 2 längliche Pulvillen trägt, kann im Fanggläschen ohne Schwierigkeiten senkrecht nach oben laufen.

3) *Thyridanthrax fenestratus* FALLÉN ♀ (9 mm) :

Diese Art besitzt keine Pulvillen. Sie kann sich demzufolge an Glas und Plastik nicht halten; sobald sie es versucht, rutschen die Beine ab.

Auf Papier kann sie hingegen gut haften. Hier haken die Krallen ein. Sie stehen senkrecht und bilden auf ebenem Papier einen Innenwinkel von ca. 50° , auf geneigtem Papier ca. $90-160^{\circ}$. In Ruhestellung beträgt dieser Winkel ca. 40° .

Die Krallenstellung ist hier anders als normalerweise bei Fliegen mit 2 Pulvillen (s. Abb. 24f+g und p. 93: 2)), aber sehr ähnlich wie bei anderen Diptera ohne Haftlappen (s. Abb. 30, 69). Eine vergleichbare Krallenstellung zeigen auch Insekten mit nur einem Arolium (s. Abb. 27-29 und p. 92: 1)) .

Thyridanthrax fenestratus besitzt weiterhin eine vielleicht einzigartige Besonderheit an den Vorder-Praetarsen: Die paarigen Krallen sind hier stark rudimentär: Sie sind sehr kurz (ca. $1/4$ der Länge der Krallen von p2 und p3) und stummelartig (gedrungen).

Das *E m p o d i u m* (E) der Bombyliidae ist nicht als ein sehr schwach entwickelter Mediolobus aufzufassen, sondern als ein dicht mit längeren Trichomen besetztes, flaches Empodium; denn es ist - wie Abb. 59c+d, 61 zeigen - ein direkter Fortsatz der Streckplatte (U), der allerdings meist etwas schwächer sklerotisiert ist als diese. Außerdem laufen die ventralen Trichome des Empodiums am Ende spitz

aus, während die Hafttrichome der Pulvillen (P) immerhin eine kleine Endverbreiterung aufweisen.

Aufgrund dieser Ausbildung eines Empodiums sensu stricto (Definition s. 4.7.1.) können die Bombyliidae streng genommen nicht zu den Homoeodactyla gestellt werden.

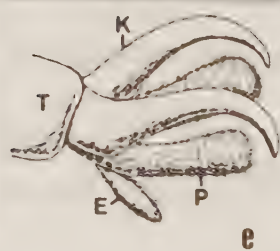
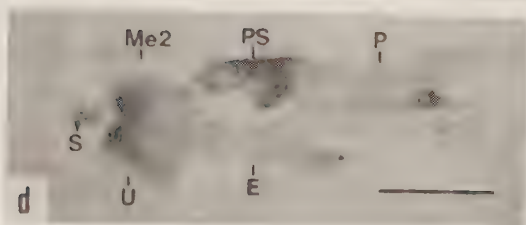
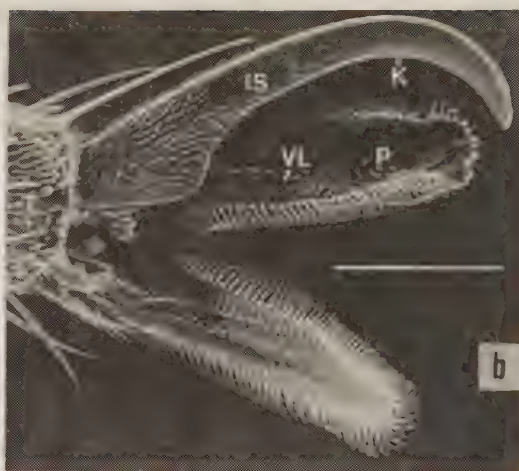
In diesem Sinne weist auch HENNIG (1973: p. 40) auf die unsichere systematische Stellung dieser Familie hin:

" Andere Gründe scheinen aber für eine nähere Verwandtschaft der Bombyliidae mit den Asiloidea zu sprechen: Bei ihnen sind manchmal Macrochaeten vorhanden, während sie bei den Acroceridae und Nemestrinidae fehlen. "

Als weitere Indizien für eine Verwandtschaft mit den Asilomorpha können 2 wohl apomorphe gemeinsame Merkmale des Praetarsus gelten, falls diese nicht in beiden Gruppen unabhängig voneinander entwickelt worden sind :

- Die beiden charakteristischen parallelen ⁺ sklerotisierten und ausgeprägten Versteifungsleisten (VL) an der dorsalen Pulvillenoberfläche (s. Abb. 6b, 7, 59b-d, 63, 66) .
- Die Querriefung der Streckplatte (s. Abb. 59-61 + Tab. 3) .

Diese beiden Merkmale sind bei den Homoeodactyla (noch*) nicht vorhanden.



59 Bombylius major L. (11 mm). vgl. Abb. 92d .

59a Praetarsus ventral. ♀. REM.

Tarsus und Krallen (K) sind bei der Präparation z.T. der Unterlage angelegt worden. -

Die länglichen Pulvillen (P), deren basale Pulvillus-Sklerite (PS) sich nur undeutlich von den Haftpulvillen abheben, sind hier durch den Trocknungsprozeß an den biegsamen Seitenrändern etwas nach dorsal gebogen ("eingerollt"), so daß sie noch schmaler erscheinen als sie sind (vgl. Abb. 59b).

59b Praetarsus ohne rechte Kralle und Empodium dorsal. p2. ♂. REM.

Borsten z.T. entfernt. -

Die linke Kralle (K) ist schräg von innen (IS) sichtbar, so daß die besonders stark verbreiterte Krallenbasis zu erkennen ist.

Die fast glatte Oberseite der schmalen Pulvillen (P) trägt relativ wenige in Längsreihen angeordnete Trichome und 2 etwas erhabene parallele Versteifungsleisten (VL, vgl. Abb. 59c+d).

59c Isolierter Praetarsus ventral. p3. ♂. LM.

An den Pulvillen (P) heben sich basal die stärker sklerotisierten Pulvillus-Sklerite (PS) durch ihre braune Färbung deutlich von den zarten und daher fast transparenten Haftpulvillen ab. Letztere sind durch je 2 parallel verlaufende, schwach sklerotisierte, hier durchscheinende dorsale Versteifungsleisten (VL) in ganzer Länge verstärkt.

59d Streckplatte (U) mit Empodium (E) und linker Pulvillus (P)
dorsal. ♂. IM.

Wegen der Transparenz des flachen Präparats besteht kaum ein Unterschied zur Ventralansicht. -

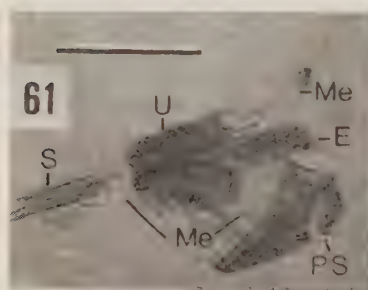
Das braune Pulvillus-Sklerit (PS) ist über eine durchsichtige Membran (Me2) mit der Seite der Streckplatte verbunden.

Die beiderseits querverriefte Streckplatte weist - wie gewöhnlich - eine schuppenartige ventrale Oberfläche auf sowie eine flache basale Einbuchtung, in deren Mitte die Krallen-sehne (S; kurzes Endstück) über transparente Membranen inseriert. Am Ende der Streckplatte täuschen abgerissene, dorsal gelegene Membranen eine marginale Begrenzung derselben vor. Dort setzt sich nämlich die Streckplatte unmittelbar in einen relativ kurzen, etwas schwächer sklerotisierten bzw. flacheren Endfortsatz, das Empodium, fort (vgl. Abb. 59c !). Durch seinen dichten Trichombesatz sowie seine flache und relativ breite Form hat es gewisse Ähnlichkeit mit einem schwach entwickelten mittleren Haftlappen. Als solcher ist das Empodium bestimmter Bombyliidae wohl auch von verschiedenen Autoren angesehen worden (s. p. 359). Der Unterschied dazu besteht aber hauptsächlich darin, daß hier kein membranöser Kutikula-Bereich zwischen Streckplatte und Empodium liegt (s. 4.7.1.) :

U + E bilden ein einziges, präparativ isolierbares Sklerit.

59e Praetarsus dorsolateral: KIEFFER (1900: Abb. 3) .

Beim Vergleich mit Abb. 59a+b fällt auf, daß das Empodium (E) bei dieser Skizze wohl zu kolbig gezeichnet ist. Außerdem ist die Oberfläche der Pulvillen (P) offensichtlich nicht genau dargestellt: Es fehlen die etwas hervortretenden Versteifungsleisten (VL), und der Trichombesatz ist in natura wohl nicht so dicht.



60 Villa circumdata** MEIGEN ♀ (15 mm). REM.

60a Praetarsus ventral.

60b Ausschnitt von Abb. 60a : Basis des Praetarsus ventral.

Bei dieser Art sind die winzigen Rudimente* der Pulvillen sowie das minimal entwickelte Empodium (E) als kleine Trichombüschel deutlich erkennbar. Von den Pulvillen sind wohl nur noch die basalen Pulvillus-Sklerite* (PS) übrig geblieben. Daß es sich dabei um Rudimente* und nicht um Orimente handelt, ist sehr wahrscheinlich, da für den Grundbauplan des Praetarsus der Brachycera wohl ein Paar Pulvillen anzunehmen ist (s. 7.7.3.). Die Ursache für diese Reduktion* liegt bei der Gattung Villa mit ziemlicher Sicherheit in der Lebensweise der Fliegen: Sie saugen wohl nur noch im Flug stehend Nektar aus den Blüten, während bei Gattungen mit entwickelten Pulvillen vermutlich auch noch z.T. Blütenbesuch im Sitzen vorkommt.

Infolge dieser Reduktion* ist median am Praetarsus mehr Platz vorhanden für die Insertion und Bewegung der Krallen (K), die somit besonders kräftig entwickelt sein können (vgl. im Gegensatz dazu Abb. 62 !).

Die sehr schwache Ausbildung (Reduktion ?) des Empodiums steht wahrscheinlich in Zusammenhang mit der Reduktion* der Pulvillen (s. 7.5.2.2.): Es sind keine empfindlichen Haftpulvillen mehr* vorhanden, die wohl in bestimmten Stellungen des Praetarsus durch Auflage eines stabilen, langen Empodiums etwas von der Unterlage abgehoben werden (sollten), damit sie vor unnötiger mechanischer Beanspruchung und Lipidverlust bewahrt bleiben (vgl. 4.7.3.1.). Allerdings scheint dieser Schutz nicht bei allen Arten von Bedeutung zu sein; denn auch bei normal entwickelten Pulvillen kann das Empodium sehr kurz ausgebildet sein (s. Abb. 62, 63, 74, M119, M123+124).

Von der beiderseits schuppenartig quergerieften Streckplatte (U) ragt nur das Ende über den ventralen Tarsalrand hinaus (vgl. Abb. 61) .

61 Villa spec. ♂ (15 mm) :

Krallensehne (S), Streckplatte (U) mit Empodium (E) und linkes Pulvillus-Sklerit* (PS) ventral. p2. LM.

Alle diese Teile sind gelbbraun und ⁺ sklerotisiert; die verbindenden Membranen (Me) sind transparent. -

Die quergeriefte Streckplatte wirkt hier wie zweigeteilt, da sie ventral eine sehr schmale, distal divergierende, etwas eingesenkte Mittelrinne aufweist. Diese ist mit Mikrotrichien besetzt und geht nahtlos in das flache, kurze Empodium über, das mit der Streckplatte somit eine isolierbare Einheit bildet. Es ragt in natura mit seinem Ende aus der Oberfläche des Praetarsus heraus.

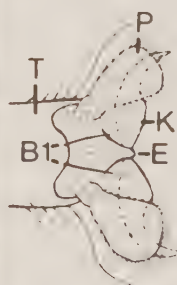
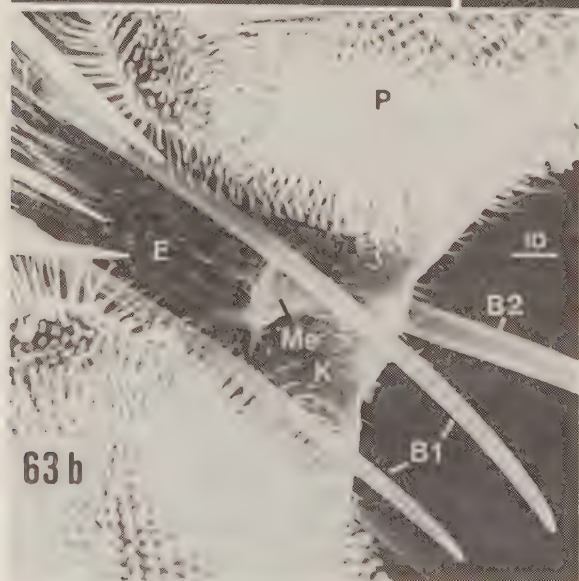
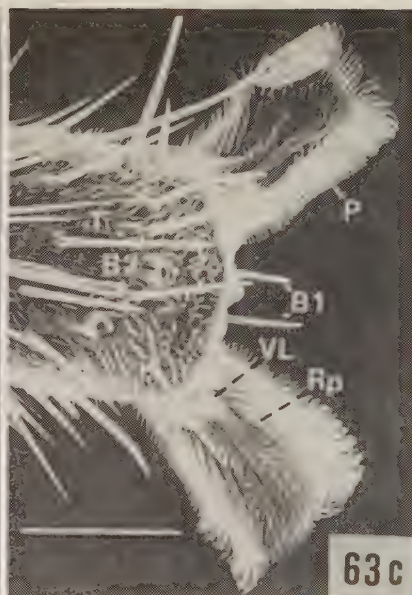
Das dicht mit längeren Trichomen bestandene Pulvillus-Sklerit* ist bei diesem flachgedrückten Präparat etwas beschädigt.

62 Cytherea holosericea F. ♀ (7 mm) :

Praetarsus ventral. p1. REM.

Hier sind die Krallen (K) weit gespreizt (Innenwinkel ca. 180°) und stehen senkrecht; der Praetarsus ist also mit seiner Basis (der Streckplatte) weitgehend eingezogen.

Das sehr kurze und stumpfe (fast lappenartige) Empodium (E) ist etwa so schwach entwickelt wie bei der Gattung Villa (s. Abb. 60, 61). - Die nicht abgebildete Oberseite der Pulvillen (P) ist bei dieser Art sehr ähnlich strukturiert wie bei Bombylius major (s. Abb. 59b) und trägt ebenfalls 2 parallele Versteifungsleisten.



Infraordo Asilomorpha

(vgl. Abb. 92d)

Bei dieser Gruppe tritt erstmalig im System der Diptera ein wohlentwickeltes setiformes *E m p o d i u m* auf (s. Abb. 6, 65-68), im Gegensatz zu den [†] fiederartigen Empodien vieler Nematocera (Culicomorpha).

Die [†] schwach entwickelten Empodien der ursprünglichen Familien der Asilomorpha sind wahrscheinlich als Orimente zu interpretieren (s. 7.7.4.) .

T h e r e v i d a e

63 *Thereva nobilata* F. ♀ (11 mm). REM.

63a Praetarsus ventral.

63b Ausschnitt von Abb. 63a : Basis des Praetarsus ventral.

Dieser Praetarsus ist weitgehend eingezogen; das ist an der Stellung der gespreizten, etwa senkrecht stehenden Krallen (K) und der divergierenden Pulvillen (P) sowie daran zu erkennen, daß die Streckplatte vollständig im Tarsenendglied (T) verborgen liegt.

Die ziemlich kurzen Pulvillen sind median relativ breit getrennt, was lichtmikroskopisch an den weiter auseinanderliegenden Pulvillus-Skleriten noch deutlicher erkennbar ist.

Anstelle eines herausragenden setiformen Empodiums stehen zwischen den Pulvillen die 3 kurzen sowie vor allem die 2 langen ventralen Borsten (B1), die alle am Ende des Tarsenendgliedes inserieren (funktionelle Bedeutung s. p. 57, 58) .

Die lange, apical vorragende, nach ventral gekrümmte Endborste (B2) entspringt am dorsalen Tarsalendrand. Ihr Basalring (B2) ist nach Entfernung der Borste in Abb. 63c sichtbar.

Wie Abb. 63b zeigt, ist der kleine helle dreieckige "Stummel" (Me) aufgrund seiner Lage und Oberflächenstruktur als kleine membranöse Aufwölbung aufzufassen. Diese liegt zwischen dem Ende des Empodiums (E) und den Krallenbasen (K), die hier von ventral sichtbar sind.

Das Empodium (E) ist an seinem ventralen Trichombesatz erkennbar und war vor allem durch lichtmikroskopische Untersuchungen (s. Abb. 64) als solches zu identifizieren. Es ist hier ein flacher, sehr kurzer Endfortsatz der Streckplatte und ragt nicht aus der praetarsalen Oberfläche heraus. Es kann somit als sehr schwach entwickeltes, nicht freiliegendes Empodium bezeichnet werden.

(vgl. p. 54).

63c Praetarsus ohne Krallen dorsal.

Lange Borsten z.T. entfernt. -

Die gekörnte Oberfläche der etwa rechteckigen Pulvillen (P) weist faltenartige Längsrippen (Rp) auf, die durch ihre schwache* Sklerotisierung* wohl ebenso zur Verstärkung der sonst nicht sklerotisierten Haftlappen dienen wie die 2 medianen, vor allem basal erhabenen Versteifungsleisten (VL). Diese sind mit Trichomen besetzt und viel weniger deutlich ausgeprägt als bei Asilidae (s. Abb. 8, 66). Es ist jedoch anzunehmen, daß es sich bei beiden Familien um homologe Strukturen handelt.

- 64 Psilocephala eximia MEIGEN ♀ (17 mm) :
Streckplatte (U) mit Empodium (E) ventral.

Diese Skizze konnte bei der lichtmikroskopischen Betrachtung des Tarsus dieser großen Art, die einer der Gattung *Thereva* nahestehenden Gattung angehört, nach Entfernung der ventralen Kutikulawand des Tarsenendgliedes angefertigt werden.

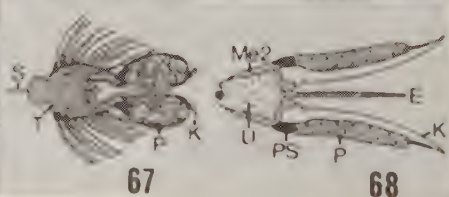
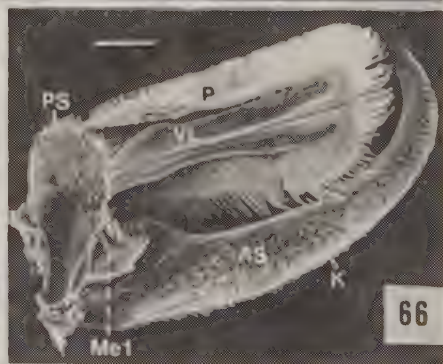
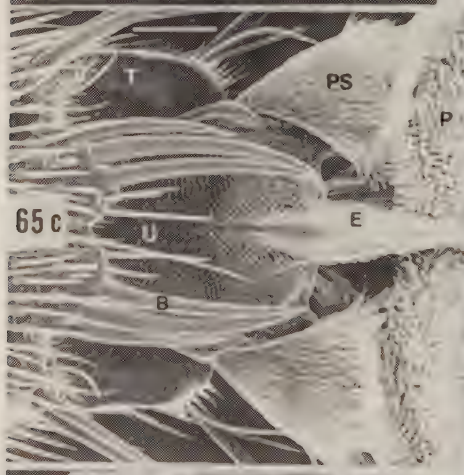
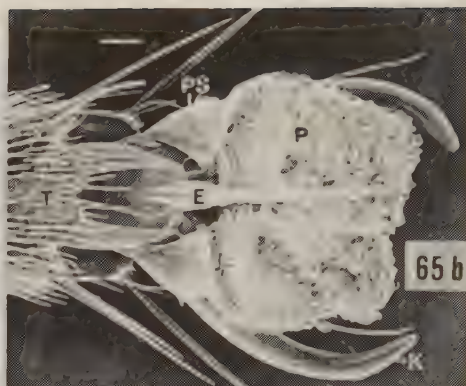
Die hellbraune, flache Streckplatte ist nur schwach sklerotisiert und weist - ähnlich wie etwa in Abb. 27h, 46e, 47b - eine gleichmäßige schuppenartige Oberflächenstruktur auf. Das ebenfalls hellbraune und flache Empodium ist allseits von nur wenig hellerer membranöser Kutikula umgeben, die an seiner Spitze auch hier etwas vorgewölbt ist. Es ragt - soweit erkennbar und mit Präpariernadel feststellbar - wie bei der vorigen Art nicht aus der Oberfläche des Praetarsus heraus.

S c e n o p i n i d a e

- M119 Scenopinus fenestralis L. (6 mm): Praetarsus ventral.

Hier ist der Praetarsus und insbesondere das stummelartige Empodium (E) sehr ähnlich entwickelt wie bei der Gattung *Thereva*. Die Funktion des Empodiums als herausragender (längerer) Fortsatz (s. 4.7.3.1.) ist offenbar von den 2 langen tarsalen Endborsten (B1) übernommen worden.

Durch die weit voneinander entfernt stehenden Pulvillen (P) ist median mehr Platz für die stark entwickelten Basen der Krallen (K).



A s i l l i d a e

65 Laphria flava L. (20 mm). REM. vgl. Abb. 6, 8 !

65a Tarsenendglied (T) mit eingezogenem Praetarsus ventral.
p3. ♂.

Dieser Praetarsus ist als ziemlich stark eingezogen zu erkennen; denn die Krallenspitzen sind nach rückwärts gerichtet, die Streckplatte liegt vollständig unter dem Tarsalrand verborgen und die Pulvillen (P) stehen weit auseinander (Pulvillus-Sklerite verdeckt).

65b Gestreckter Praetarsus ventral. p3. ♀.

65c Ausschnitt von Abb. 65b : Basis des Praetarsus ventral.

Im Gegensatz zu Abb. 65a liegt hier die Streckplatte (U) fast ganz frei; die Krallen (K) liegen waagrecht (breite Außenseite sichtbar) und die Pulvillen (P) sehr eng nebeneinander (Pulvillus-Sklerite = PS erkennbar) .

Das kräftige, lateral abgeflachte Empodium (E; vgl. Abb. 6a) entspringt kontinuierlich aus dem Ende der Streckplatte, indem an der Oberfläche die sehr kleinen Schuppenplättchen in Mikrotrichien übergehen. Auf der Unterseite weist das Empodium einen glatten Mittelstreifen auf, der so aussieht, als würde er durch Auflage auf der Unterlage, also durch Abnutzung der Oberfläche, entstanden sein (!?) .

Die in 2 Dreiergruppen am ventralen Tarsalendrand angeordneten, sehr starken B o r s t e n (B), die in natura schwarzbraun gefärbt sind, passen mit ihrer leichten Krümmung

jeweils genau in die Lücke zwischen Empodiumbasis und Pulvillus-Sklerit (PS). Das konnte bei einem abpräparierten Bein einer frisch abgetöteten Fliege durch Zug an der Krallensehne festgestellt werden: Beim Einziehen des Praetarsus schieben diese feststehenden Borsten die Pulvillen an der Basis auseinander (vgl. Abb. 65a !). Letztere können somit nach unten geschlagen werden, ohne gegenseitig oder durch das Empodium median behindert zu werden. -

Auf diese Weise ist sehr wahrscheinlich die Bedeutung dieser Borsten zu erklären.

65d Isolierter Praetarsus (mit Krallensehne S) ventral.
p3. ♂. vgl. Abb. 92d !

65e Ausschnitt von Abb. 65d : Basis des Praetarsus ventral.

Vom Tarsenendglied (T) ist nur noch ein dorsales Fragment erhalten. - Auf der Ventralfläche der großflächigen Pulvillen (P) sind die Hafttrichome offenbar miteinander "verklumpt", so daß sie nicht einzeln erkennbar sind.

Abb. 6b zeigt den gleichen freipräparierten Praetarsus, nur im lichtmikroskopischen Bild: Dort ist die basale Einbuchtung und die schuppenartige Oberfläche der Streckplatte (U) kaum erkennbar; dafür tritt diese Skleritplatte (+ Empodium) als solche und in ihrer Abgrenzung deutlich hervor. Der Vergleich mit Abb. 65e zeigt, daß hier die beiden apicalen Lateralkanten der Streckplatte (vor der Basis des Empodiums) durch das Ende der schuppenartigen Oberflächenstruktur bestimmt werden. Es schließt sich daran membranöse Kutikula (Me3) an, die ventral ⁺ dicht mit Mikrotrichien besetzt ist und sehr wahrscheinlich zu den Krallenbasen führt. Links des Empodiums (E) ist die Oberfläche von Me3 irregulär (vielleicht gefaltet oder von anderer Membran überdeckt).

66 Laphria marginata L. ♀ (13 mm) :Linker Krallen-Pulvillus-Komplex dorsal. REM.

Abb. 8b zeigt den gleichen Praetarsus-Teil in gleicher Lage, nur im lichtmikroskopischen Bild !

Die linke Kralle (K) ist bei der Präparation nach unten auf die Unterlage gebogen worden, so daß ihre breite Außenseite (AS) nach oben gewandt ist. Ihre membranöse Verbindung (Me1) zum querliegenden Pulvillus-Sklerit (PS) ist daher z.T. abgerissen.

Der Vergleich mit Abb. 8b zeigt die der Dunkelfärbung entsprechende Stärke der Sklerotisierung bzw. Dicke der 3 sklerotisierten Teile: Kralle, Pulvillus-Sklerit, 2 dorsale Versteifungsleisten (VL). Außerdem wird deutlich, daß der linke Seitenrand des Pulvillus (P) hier infolge der Trocknung nach oben gebogen ist, so daß der Pulvillus schmaler erscheint als er ist.

67 Mallophora scopifer :Tarsenendglied (T) mit Praetarsus ventral :

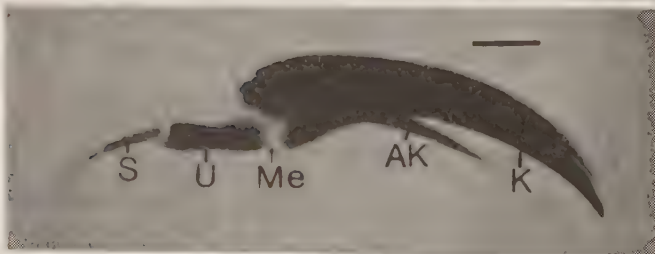
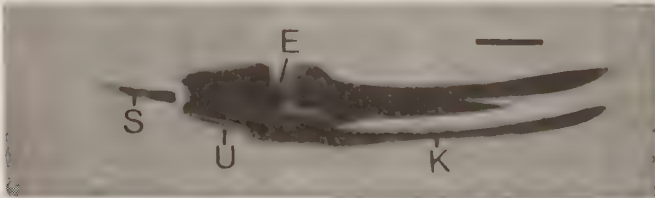
CRAMPTON (1942: Abb. 8K).

Dieser Praetarsus ist nicht ganz so weit gestreckt wie der in Abb. 65b . - Die Original-Skizze wurde durch zusätzliche Schattierung des Tarsenendgliedes (T, grau) und der Pulvillus-Sklerite (schwarz) verändert, so daß Streckplatte mit Empodium (weiß) sich besser abheben.

68 Diogmites umbrinus LOEW :Isolierter Praetarsus ventral : HOLWAY (1935: Abb. 24).

Pulvillus-Sklerite zum besseren Kontrast zusätzlich schwarz schattiert. - Oberflächenstruktur schematisch dargestellt. -

Bei dieser Art sind die Pulvillen (P) sehr schmal wie etwa auch bei einigen Tachinidae, z.B. *Allophora hemiptera* F. .



- 69 Leptogaster cylindrica DE GEER (14 mm) p3 .
- 69a Tarsenendglied (T) mit gestrecktem Praetarsus ventral.
 ♂ . REM.
- 69b Gestreckter Praetarsus dorsal. ♂ . REM.
- 69c Isolierter Praetarsus (+ Sehne S) ventral. ♀ . IM.
- 69d Derselbe Praetarsus wie in Abb. 69c, lateral. ♀ . IM.

Wie die Fotos zeigen, fehlen bei dieser Art (und Gattung*) die Pulvillen völlig; dabei kann wohl Reduktion* angenommen werden (Erklärung s. 7.7.3.). Die Fliegen besitzen auch keine Euplantulae (= Sohlenpolster: s. Abb. 39b) auf der Unterseite der Tarsenglieder, wie sie etwa bei manchen Heteroptera und Hymenoptera als Ersatz für fehlende oder schwach entwickelte Haftlappen vorkommen.

Das Empodium (E in Abb. 69c !) ist bei der Gattung *Leptogaster* - soweit man hier noch davon sprechen will - offenbar bis auf einen kleinen, stummelartigen medianen Endfortsatz der Streckplatte (U) reduziert*.

Der Praetarsus zeigt eine innerhalb der Diptera wohl einzigartige Besonderheit: Eine kleine mittlere "Kralle", die OCKLER (1890: Abb. 59) als *A f t e r k r a l l e* (AK) bezeichnet. Diese ist - wie Abb. 69c+d deutlich zeigen - mit der Streckplatte über membranöse Kutikula (Me; hell, fast transparent) verbunden und kann nicht - wie in der Literatur üblich - als homolog zum Empodium betrachtet werden, da sie keinen direkten Fortsatz der Streckplatte darstellt und weil das eigentliche Empodium hier offensichtlich stark rudimentär ist (s.o.). Die Afterkralle ist also als Sonderbildung anzusehen, die als Anpassung an die räuberische Lebensweise dieser Fliegen gedeutet werden kann: Die 3 Krallen sind - im Verein mit den starken Borsten (B) auf der Unterseite der Tarsenglieder (s. Abb. 69 a+f) - wohl besonders gut geeignet zum Ergreifen und Festhalten der Beute (vgl. Abb. 44).

Die Afterkralle ist den lateralen Krallen in Form und Färbung ziemlich ähnlich, aber etwas weniger dick sklerotisiert (s. Abb. 69d). Ihre membranöse Verbindung zur Streckplatte ist deutlich kürzer. Dennoch konnte bei der Präparation festgestellt werden, daß die Afterkralle offenbar viel beweglicher ist als die lateralen Krallen: Sie konnte beim Tarsus einer in Alkohol konservierten Fliege mit Präpariernadel median so weit nach proximal gebeugt werden, daß sie fast bis zur Unterseite des Tarsus reichte.

Das Tarsenendglied (T in Abb. 69a) trägt ventral 2 Längsreihen mit je 3 starken Dornen (B) lateral und einem unpaaren Dorn terminal (median). - Der ventrale Tarsalendrand bildet 2 schmale, aber tiefe Ausschnitte (AT), in denen die Krallen (K) beim Zurückschlagen mit ihren Basen Platz finden können.

Lebendbeobachtungen bei *Leptogaster cylindrica* :

Da diese Art keinerlei Haftenrichtungen für glatte Flächen besitzt, konnte bei lebenden Fliegen erwartungsgemäß festgestellt werden, daß sie auf glattem Material (z.B. auf Glas und auf biegsamen sowie harten glatten Plastikwänden) keinen Halt finden: Die Tarsen gleiten immer wieder ab, sooft sie zu haften versuchen.

Dagegen kann sich *Leptogaster* auf Papier (z.B. Schreibpapier) mit den Spitzen der Krallen (K) - auch kopfunter - gut halten und fortbewegen, wobei offenbar ein Innenwinkel (W_u in Abb. 69e) Kralle/Unterlage von etwa 90° im allgemeinen bereits ausreicht. Auf ebenem Papier ist der Praetarsus - wie übrigens auch bei toten Exemplaren von *Leptogaster* - weitgehend gestreckt (s. Abb. 69a-d). Dabei setzen die Krallenspitzen auf der Unterlage auf, während die besonders langen Borsten (B in Abb. 69f) am Ende

der Tibia und auf der Ventralseite des 1.-3. Tarsengliedes die Unterlage nicht oder nur locker berühren.

Besonders gut eignen sich die Krallen zum Einklinken an R ä n d e r n , Kanten u. dgl.. So kann sich die Fliege z.B. am Rand einer glatten Plastikschatel - senkrecht sitzend - sogar mit nur einem einhakenden Praetarsus bereits ohne weiteres festhalten; dabei krümmt sich der betreffende Tarsus entsprechend um den Rand herum und die übrigen Tarsen werden (zum großen Teil) nur zum Abstützen an der Wand gebraucht.

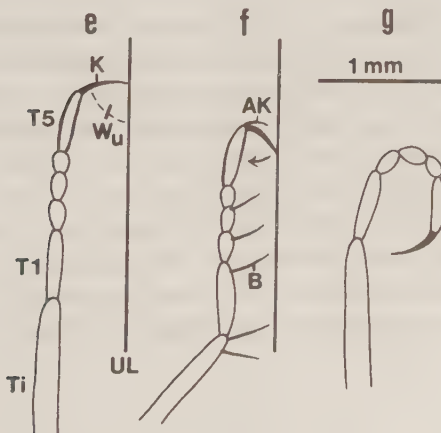
Zum besseren Verständnis des stark von der Norm abweichenden Praetarsus von *Leptogaster* erschien vor allem die Beobachtung der K r a l l e n b e w e g u n g am lebenden Objekt angezeigt:

Abb.

69e-g Halbschematische Skizzen von Beinen (Tibia Ti und Tarsus T1-T5) in verschiedenen Stellungen, lateral.

- 69e Bein mit teilweise eingezogenen Krallen.
 69f Bein mit stark eingezogenen Krallen.
 69g Bein mit stark eingekrümmtem Tarsus.

Abb. 69



In Abb. 69e-g ist jeweils nur eine der beiden Krallen abgebildet. - Formen und Proportionen der Tarsenglieder sind nicht genau dargestellt. - Bei Abb. 69e+f haken die Krallen (K) auf senkrechter Unterlage (UL) ein.

Beim gestreckten Praetarsus stehen die 2 lateralen Krallen (K) eng nebeneinander (s. Abb. 69a-d); die Afterkralle (AK) steht oft etwas weiter ventral oder genau median dazwischen. Der Tarsus ist dabei normalerweise ziemlich gestreckt, höchstens am Ende ein wenig nach ventral gebogen.

Beim Einziehen des Praetarsus werden die beiden Krallen nicht - wie es bei Diptera die Regel ist - als seitliche Haken gebraucht, d.h. zur Seite bewegt bzw. aufrecht gestellt (s. 4.11.2.). Vielmehr werden sie fast nur nach proximal (und damit nach ventral) bewegt: s. Abb. 69e+f. Dabei legen sie sich mit ihren Basen in die 2 ventralen Tarsalauschnitte ein (AT in Abb. 69a) und spreizen sich dementsprechend nur wenig: Ihr Innenwinkel zueinander beträgt (in ventraler sowie dorsaler Ansicht) ca. $30-60^{\circ}$. Die Afterkralle ist dann meist nicht so weit zurückgeschlagen (s. Abb. 69f).

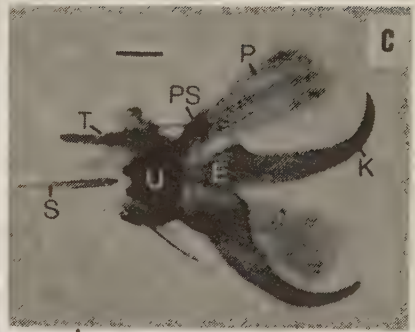
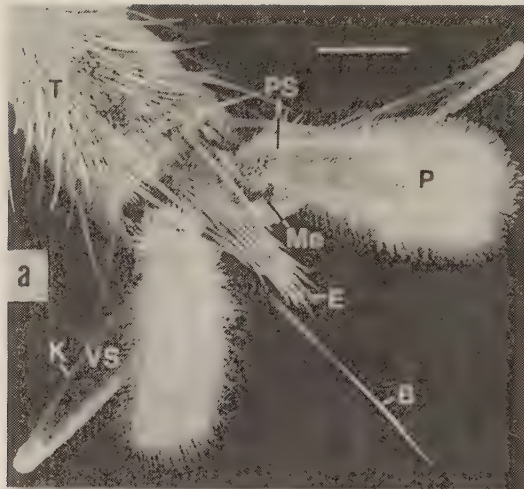
Der Tarsus kann sehr stark nach ventral eingekrümmt werden, und zwar noch (etwas) stärker als in Abb. 69g, so daß die Krallenspitzen bis zur Ventralseite des Beines reichen.

Beim Einziehen der Krallen wird der Tarsus meist etwas (+) eingekrümmt. Diese können so weit zurückgeschlagen werden, daß sie - auch bei ziemlich gestrecktem Tarsus - mit ihren Spitzen das Tarsenendglied ventral berühren (s. Abb. 69f: Weiterbewegung der Krallen in Richtung des Pfeiles). Dabei beträgt der Winkel zwischen den 2 Krallen ca. 40° und die Afterkralle steht um ca. 40° weiter distal. Die Krallen konnten bei einem noch nicht erhärteten, abpräparierten Tarsus mit einer Nadel auch künstlich in diese Extremstellung gebracht werden. Sie blieben nach Entfernen der Nadel in dieser Stellung.

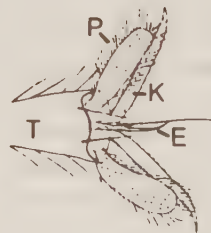
Aus der Konstruktion des Praetarsus und der Art der Krallenbewegung ergeben sich folgende Schlußfolgerungen bezüglich der funktionellen Bedeutung der Krallen (K und AK) :

Die Krallen dienen naturgemäß auch zur Haftung auf entsprechend rauher Unterlage. Sie dürften aber bei den episiatischen Fliegen der Gattung *Leptogaster* speziell dafür konstruiert sein, *B e u t e* zu ergreifen und festzuhalten (s. auch ENGEL 1932: p. 133). Wie Abb. 69g zeigt, sind die Tarsen aufgrund der möglichen Einkrümmung offenbar an das Umklammern von dünnen Gegenständen (etwa Gliedmaßen der Beute oder auch Grashalme u. dgl.) vorzüglich angepaßt (vgl. Abb. 29c, 44).

Bei der weitgehend vertikalen (und kaum lateralen) Bewegungsrichtung der Krallen wären sehr wahrscheinlich Haftlappen nur hinderlich; solche fehlen daher gänzlich. Infolgedessen verlor* das Empodium seine Bedeutung als stabiler verlängerter Fortsatz zur Auflage auf der Unterlage (Schonung der Haftlappen-Unterseite: s. p. 56) und konnte reduziert* werden. Stattdessen entwickelte sich median eine kleine "Kralle", die *A f t e r k r a l l e* . Diese kann zusätzlich zum Festhalten und Haften nützlich sein, da ja die 2 lateralen Krallen in Aktionsstellung in der Mitte etwas auseinanderklaffen (ca. $30-60^{\circ}$). Außerdem ist ihre Stellung oft anders als bei den lateralen Krallen, so daß sie wohl in bestimmten Stellungen des Praetarsus besser in der Unterlage einhaken kann; z.B. wenn sich die Krallen in Abb. 69f noch weiter einkrümmen (Pfeil), so daß sich ihre Spitzen abheben.



M 122



M 121

E m p i d a e

70 Empis tessellata F. ♀* (10 mm).

70a Praetarsus ventral. p1. REM.

Dieser Praetarsus ist weitgehend eingezogen; denn die Krallen (K) sind weit gespreizt (Ventralseite = VS sichtbar) und die Streckplatte ragt mit ihrer schuppenartigen Oberfläche nur apical ein Stück aus dem Tarsenendglied (T) heraus.

Am rechten Pulvillus (P) ist basal das Pulvillus-Sklerit (PS) und dessen membranöse Verbindung (Me) zu Streckplatte (bzw. Empodium) und Krallenbasis erkennbar.

Das kurze, buschige Empodium (E), das von 2 langen tarsalen Endborsten flankiert wird, "wächst" kontinuierlich aus der Mittelzone der Streckplatte heraus.

70b Praetarsus ohne Krallen dorsal. p1. REM.

Lange Endborsten entfernt. -

Die Pulvillen (P), deren Pulvillus-Sklerite (PS) hier als vorragende Trichombüschel erkennbar sind, tragen dorsal - im Gegensatz zu den Asilidae (2 VL) - jeweils nur e i n e mittlere Versteifungsleiste (VL). Diese ist oberflächlich weitgehend glatt. Da sie wie üblich nicht besonders stark sklerotisiert (hellbraun) ist, schimmert sie in der LM-Abb. 70c nur schwach durch den Pulvillus hindurch.

70c Isolierter Praetarsus ventral. p2. LM. vgl. Abb. 12.

Vom letzten Tarsenglied (T) ist hier nur ein dorsaler Endrand übrig geblieben; dadurch halten die praetarsalen Teile besser zusammen.

Die Krallensehne (S) inseriert über transparente Membran an der basal eingebuchteten Streckplatte (U). Diese ist wesentlich dunkler und daher wohl stärker (bzw. dicker) sklerotisiert als das heller braune Empodium (E). Sie besitzt - hier nicht erkennbar - eine schmale, eingesenkte (und daher hellere) Mittelrinne (ähnlich wie in Abb. 61), in der terminal das flache* Empodium entspringt.

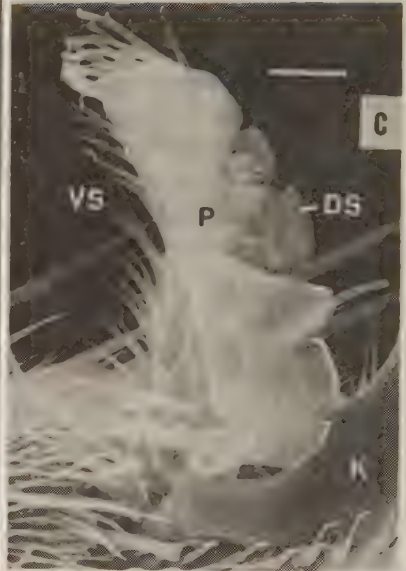
M122 Empis tesselata F. : Praetarsus ventral.

Subfamilia Empidinae. -

Hier ist von der Streckplatte (U) nur die seitliche Abgrenzung skizziert. Das Empodium (E) ist am Ende wohl zu stumpf dargestellt.

M121 Bicellaria spuria FALLÉN (3 mm): Praetarsus ventral.

Diese Art aus der Subfamilie Ocydromiinae ist ein Beispiel für eine Empidae mit typisch setiformem Empodium (E).



- 71 Atalanta wesmaeli MACQUART ♀ (4 mm). p3.

Diese kleine Empidae-Art lebt an der Wasseroberfläche von Fließgewässern, wo sie auf Wasserpflanzen umherläuft.

- 71a Praetarsus ventral. REM.

- 71b Praetarsus ventral. REM.

Die rechte Kralle (K) ist bei der Präparation abgeknickt. -

Beide Praetarsen sind an der Stellung der gespreizten Krallen (K) als weitgehend eingezogen zu erkennen. Die Pulvillen (P) sind dementsprechend etwa von der Seite sichtbar.

Das Tarsenendglied (T) läuft dorsal in einen spitzkegelartigen Endfortsatz (T') aus.

- 71c Ausschnitt von Abb. 71b: Rechter Pulvillus (P) etwa (dorso-)lateral.

Die Hafttrichome auf der Ventralseite (VS) der Pulvillen tragen nur im terminalen Pulvillus-Bereich eine spatelartige Endverbreiterung. - Die Dorsalseite (DS) des Pulvillus weist eine körnige Strukturierung auf und ist offenbar recht empfindlich (wenig sklerotisiert), da sie bei der Präparation teilweise beschädigt worden ist (s. Abb. 71a+b).

- 71d Isolierter Praetarsus (+ Sehne S) ventral. LM.

Die Mittelzone der beiderseits querverliefenen, schwach sklerotisierten (fast transparenten), kleinen Streckplatte (U) setzt sich apical kontinuierlich in das ventral dicht mit Trichomen besetzte *Empodium* (E) fort. Dieses sieht einem schmalen Medioloabus sehr ähnlich, ist aber

wahrscheinlich dennoch als Empodium (im definierten Sinne, s. 4.7.1.) aufzufassen, da es - soweit erkennbar - einen direkten und allseitigen (!?) Fortsatz der Streckplatte darstellt. Außerdem besitzen seine ventralen Trichome keine Endverbreiterung wie sie für die Hafttrichome der Haftlappen typisch sind.

Die Entwicklung eines solchen medianen Anhangs mit vielen längeren Trichomen ist wohl eine Anpassung dieser kleinen Empidae an das Laufen auf der Wasseroberfläche. Eine solche Anpassung kann auch für viele Culicomorpha (s. p. 197) und für Dolichopus (s. Abb. 72) postuliert werden.

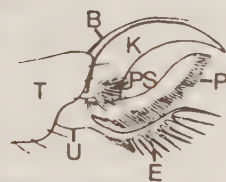
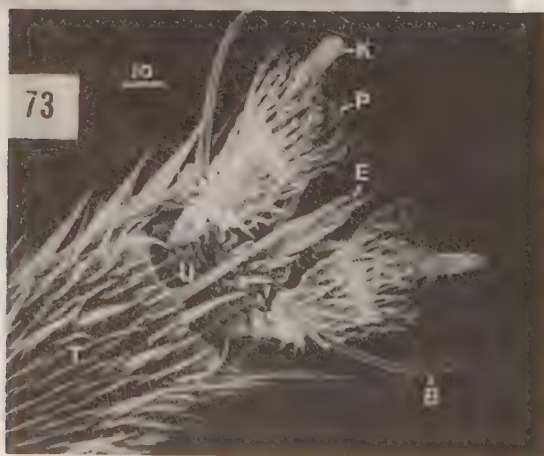
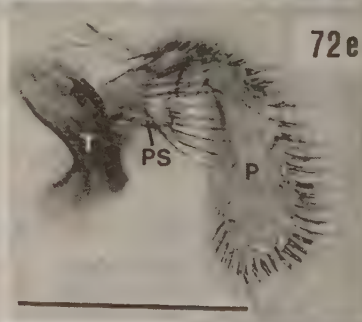
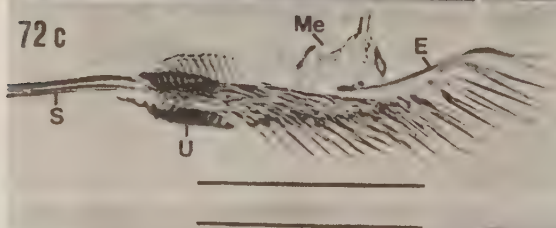
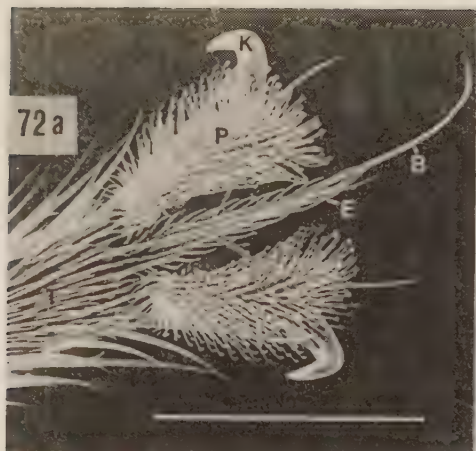
(HASENFUSS: Mündl. Mitt. 1983).

D o l i c h o p o d i d a e

Die meist räuberisch lebenden Langbeinfliegen sind im allgemeinen " ziemlich flugträge, dagegen geschickte Läufer und sogar Springer " (JACOBS & RENNER 1974: p. 183). Sie kommen vornehmlich an feuchten Standorten und in der Nähe von Gewässern vor.

Über die Ausbildung der P u l v i l l e n (und Krallen) innerhalb dieser Familie ist nach STACKELBERG (1930-1979: p. 6) Folgendes bekannt:

" Bei den ♂ mancher Arten sind die Pulvillen, bald an allen Tarsen (manche Diaphorus-Arten), bald nur an den vorderen (Machaerum, andere Diaphorus-Arten) stark vergrößert; bei manchen sind sie nicht ausgebildet (Sphyrotarsus); ausnahmsweise fehlen manchen Formen, die vergrößerte Pulvillen haben (manche ♂ von Diaphorus und von Asyndetus), die Klauen vollständig. "



M120

72 Dolichopus unguatus L. ♂ (6 mm).

Diese Art steht bei DE MEIJERE (1901: Abb. 120) unter dem Synonym " Dolichopus aeneus DE GEER " .

72a Praetarsus ventral. REM.

Dieser Praetarsus ist teilweise eingezogen, so daß die Streckplatte nicht freiliegt. - Das ventral dicht mit langen Trichomen besetzte setiforme Empodium (E) wird von der sehr langen mittleren Endborste (B), die am dorsalen Endrand des letzten Tarsengliedes (T) inseriert, weit überragt.

72b Praetarsus dorsal. REM.

Linke Kralle (K) zur Mitte gebogen. Lange Borsten z.T. entfernt. -

Auffällig sind hier die sehr langen Trichome des setiformen Empodiums (E), der Pulvillus-Sklerite (PS) und der Pulvillen (P). Es handelt sich dabei anscheinend um eine Anpassung an die Lebensweise in der Nähe von Gewässern; denn der lange Trichombesatz wirkt sehr wahrscheinlich wasserabstoßend, ähnlich wie bei den Culicomorpha (s. p. 197) und der Gattung Atalanta (s. Abb. 71).

Die lappenartige Membran (Me1) an der äußeren Basis der linken Kralle setzt innen am linken Pulvillus-Sklerit an, ist dort aber wohl etwas losgelöst (Artefakt).

Der Pulvillus wird durch eine mediane Versteifungsleiste (VL) dorsal verstärkt, die sich distal etwas auffächert.

72c+d Isolierte Streckplatte (U) mit Empodium (E) und Krallensehne (S) ventrolateral (c) bzw. lateral (d). p3. LM.

Aus der Mittelzone der beiderseits in ganzer Länge quergerieften Streckplatte entspringt distal das stark entwickelte Empodium. Es trägt ventral lange Trichome, die zur Spitze hin kontinuierlich länger werden und sich gabelig aufspalten.

72e Isolierter linker Pulvillus (P) dorsal. p3. LM.

T = Fragment des Tarsenendgliedes. -

Das offenbar schwach sklerotisierte Pulvillus-Sklerit (PS) ist an seinem dorsalen Endrand von langen Trichomen gesäumt.

M120 Dolichopus ungulatus L.: Praetarsus lateral.

Das Empodium (E) sieht hier (wie auch in Abb. 72c+d und 73) ähnlich aus wie die fiederartigen Empodien vieler Culi-comorpha (vgl. Abb. 41, 42, M87).

73 Medetera spec. ♀ (3 mm): Praetarsus ventral. REM.

Dieser Praetarsus ist - im Gegensatz zu Abb. 72a - weitgehend gestreckt. Infolgedessen bilden die Krallen (K) einen relativ spitzen Innenwinkel zueinander und die beiderseits querverriefte Streckplatte (U) liegt zum großen Teil frei (vgl. Abb. 72c).

Das Empodium (E) ist kürzer als bei *Dolichopus ungulatus*; es trägt eine geringere Anzahl von dickeren Trichomen, was wohl durch die geringere Größe dieser *Medetera*-Art bedingt ist.

Infraordo Cyclorrhapha (vgl. Abb. 92d)

Bei dieser nach HENNIG (1973) monophyletischen Gruppe besteht der Praetarsus - ebenso wie bei den Asilomorpha - in aller Regel aus 2 Krallen, 2 Pulvillen und einer Streckplatte mit einem meist gut entwickelten, [†] setiformen Empodium. Ein mittlerer Haftlappen tritt in keinem Fall auf.

Die [†] schwach entwickelten Empodien der ursprünglichen Familien der Cyclorrhapha sind - wie auch bei den Asilomorpha - wahrscheinlich als Orimente zu interpretieren (s. 7.7.4.).



M 123



M 124



M 126

L o n c h o p t e r i d a e

- 74 Lonchoptera fallax** DE MEIJERE ♂ (3 mm). REM.
- 74a Praetarsus ventral. p3.
- 74b Ausschnitt von Abb. 74a: Basis des Praetarsus ventral.

An dem hier weitgehend freiliegenden Praetarsus ist die beiderseits schuppenartig quengeriefte, breite Streckplatte (U) fast vollständig sichtbar. Sie steckt -soweit erkennbar - in einer röhrenartigen Verengung am Ende des Tarsenendgliedes (T).

Das Empodium (E) ist - soweit man überhaupt noch davon sprechen will - als sehr kurzes, stummelartiges, ventral Trichome tragendes Ende der Streckplatte entwickelt.

- 74c Isolierter rechter Krallen-Pulvillus-Komplex dorsal. p2.

Das basal stielartig verjüngte Pulvillus-Sklerit (PS) ist büschelartig mit verschieden langen Trichomen besetzt.

- M123 Lonchoptera lutea PANZER : Praetarsus ventral.

Wie in Abb. 74a stehen hier die Ventralflächen der Pulvillen (P) weit auseinander. - Die Endborste B inseriert - erfahrungsgemäß - am dorsalen Tarsalrand.

P l a t y p e z i d a e

- M124 Platypeza fasciata MEIGEN (4 mm): Praetarsus ventral.

Die weit gespreizten Pulvillen (P) und Krallen (K) zeigen, daß dieser Praetarsus stark eingezogen ist.

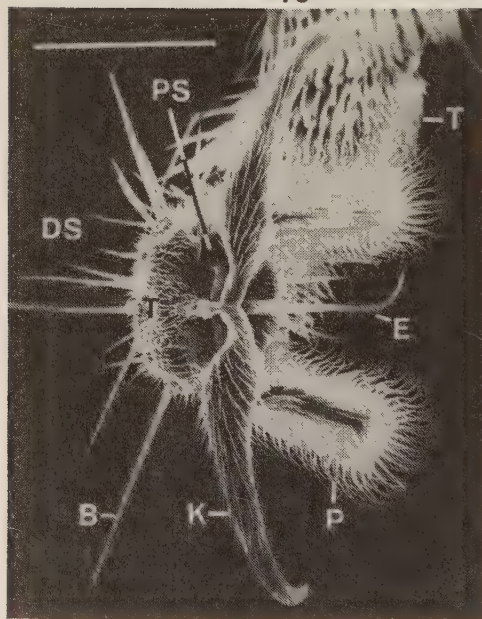
Das Empodium ist hier - wie bei den meisten Platypeziidae - nur als kegelförmiger Stummel (zwischen den Krallenbasen) ausgebildet. Es ist kaum stärker entwickelt als bei Lonchopteridae.

P h o r i d a e

M126 Phora spec. : Praetarsus lateral (Basis rechts).

Bei dieser Art ist das Empodium typisch setiform, während bei einer mit REM untersuchten Art nur ein sehr kurzer, aus Trichomen bestehender empodialer Fortsatz der beiderseits quergerieften Streckplatte gefunden werden konnte (nicht abgebildet).

75



85c



D o r y l a i d a e

75 Dorylas haemorrhoidalis** ZETTERSTEDT ♂:Praetarsus dorsal. p3. REM.

Tarsenendglied (T) frontal; Dorsalseite (DS) links im Bild.
Störende Borsten entfernt. -

Dieser Praetarsus ist in unnatürlicher Weise nach ventral gekrümmt und stark eingezogen: Die Pulvillen (P) stehen etwa im rechten Winkel zum Tarsus nach ventral und die Krallen (K) sind weit gespreizt.

Die Abbildung zeigt, daß die Krallen nur wenig oberhalb der Basis des medianen setiformen Empodiums (E) inserieren, also sehr nahe dem Ende der Streckplatte, mit der sie über Membranen verbunden sind. Direkt oberhalb der Krallenbasen sind - ebenfalls median - die beiden querliegenden, basal glatten Pulvillus-Sklerite (PS) eingelenkt.

Die Pulvillen besitzen dorsal zur Versteifung jeweils eine sklerotisierte erhabene Mittelzone mit Längsrillen. Ihre sonst körnige Oberfläche ist damit so wie bei den Syrphidae strukturiert.

85c Neuroctena anilis FALLÉN ♀ (Dryomyzidae, s. p. 283) :

Stark vergrößerter Ausschnitt von der Ventralfläche eines Pulvillus: Basis der H a f t t r i c h o m e (Tr) mit gerillter Oberflächenstruktur. REM.

S y r p h i d a e

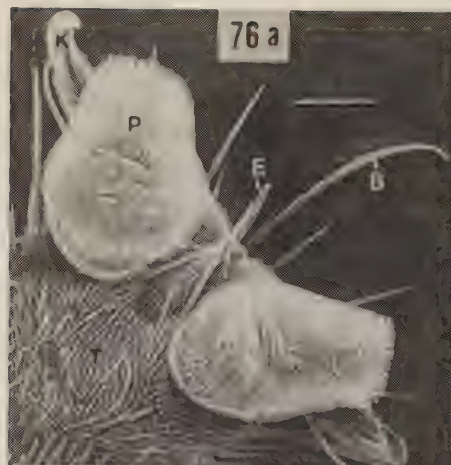
Von dieser Familie sind insgesamt folgende 23 Arten
mit REM untersucht worden :

Abb.	Art
17	Pipiza quadrimaculata PANZER Pipizella varipes MEIGEN Cheilosia illustrata HARRIS Cheilosia variabilis PANZER
10	Cheilosia canicularis PANZER Platycheirus peltatus MEIGEN Ischyrosyrphus glaucius L.
13	Episyrphus balteatus DE GEER
18	Meliscaeva cinctella ZETTERSTEDT Metasyrphus corollae F.
79	Sphaerophoria scripta L. Chrysotoxum bicinctum L. Volucella pellucens L.
82	Volucella zonaria PODA Syritta pipiens L.
77	Xylota segnis L.
78	Xylota sylvarum L.
9, 76	Merodon constans ROSSI Helophilus pendulus L.
81	Helophilus trivittatus F.
2, 14	Myathropa florea L.
80	Eristalis pertinax SCOPOLI
4, 15	Eristalis tenax L.
24	

Bei den untersuchten Schwebfliegenarten wurden in keinem Fall Reduktionen der Krallen oder Pulvillen gefunden. Solche sind aufgrund der Lebensweise wohl auch nicht zu erwarten:

Die Schwebfliegen sind vorwiegend Blütenbesucher; sie sitzen und laufen im allgemeinen viel auf Blättern.

Unterschiede bei den Praetarsen der verschiedenen Arten bestehen hauptsächlich in der Struktur der Pulvillus-Oberseite (s. Abb. 2, 13-15, 17, 18, 76-82). So läßt sich bei den Syrphinae und anderen Subfamilien eine $\frac{1}{2}$ breite erhabene sklerotisierte Mittelzone mit medianen Längsrillen unterscheiden (s. Abb. 13, 17c, 18, 77, 78), während sich bei den Eristalinae Längsrillen (oder ähnliche Strukturen) mehr über die Pulvillus-Oberfläche verteilen (s. Abb. 2, 14, 15, 80) .



76 Merodon constans ROSSI ♀ (10 mm). REM.

76a Eingezogener Praetarsus ventral.

Dieser Praetarsus ist an den weit gespreizten Krallen (K) und der nicht freiliegenden Streckplatte als stark eingezogen zu erkennen. - Zwischen den Pulvillen (P) sind apical die Basen der ventral gefurchten Krallen sichtbar.

Das mit Trichomen besetzte setiforme Empodium (E) ist hier wie bei den meisten Syrphidae ziemlich kurz.

Bei dieser Familie ebenfalls sehr häufig ist ein Merkmal des ventralen Endrandes des letzten Tarsengliedes (T): Er besitzt median zwischen den Basen der Pulvillen ein Paar zackenartige Ausbuchtungen mit je 1, 2 oder mehr (?) langen Endborsten (s. auch Abb. 4a+b, 79) .

76b Isolierter linker Krallen-Pulvillus-Komplex dorsolateral.

Das dicht mit Trichomen besetzte Pulvillus-Sklerit (PS) ist mit der Krallenbasis innen über membranöse Kutikula (Me1) verbunden, die hier nahe der Kralle (Außenseite AS sichtbar) teilweise abgerissen ist (Artefakt).

Die körnig strukturierte Pulvillus-Oberseite weist eine erhabene Mittelzone mit Längsrillen auf, die sich nach distal auffächern.

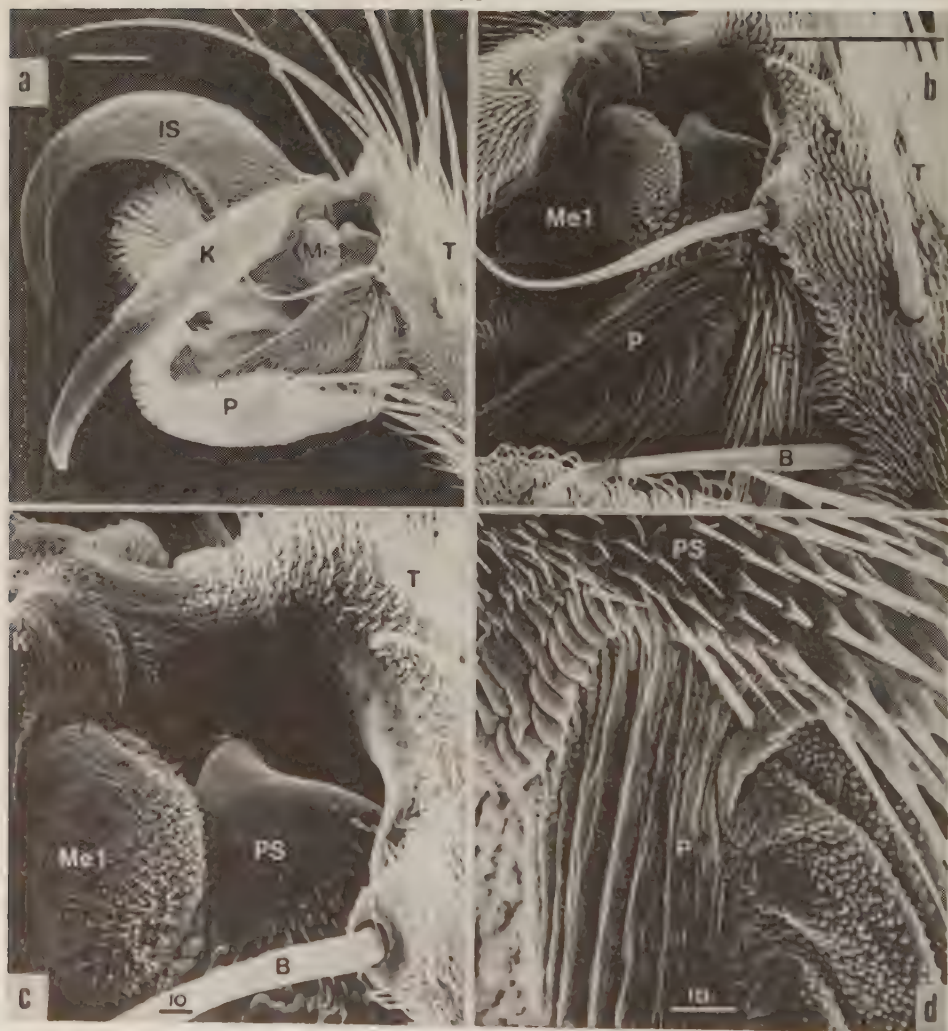
77 Xylota segnis L. ♂ (12 mm). REM.

77a Praetarsus dorsal.

77b Ausschnitt von Abb. 77a : Basis des linken Pulvillus (P) und der linken Kralle (K) dorsal.

Da hier die senkrecht stehenden Krallen (K), deren Dorsalseite von oben sichtbar ist, bei der Präparation etwas zur Mitte gebogen worden sind, sind die breiten, körnig strukturierten verbindenden Membranen (Me1), die zu den basal glatten Pulvillus-Skleriten (PS) führen, gut sichtbar. Me1 ist am rechten Pulvillus-Sklerit abgerissen.

Die Pulvillus-Oberseite läßt eine ausgeprägte erhabene *M i t t e l z o n e* erkennen, die bei vielen Syrphidae in ähnlicher Form vorkommt. Sie ist sklerotisiert (im LM braun) und dient daher wohl zur Versteifung des sonst kaum sklerotisierten Haftpulvillus. Sie fällt nach distal hin ab und besitzt einen zentralen Strang von Längsrillen, die am Ende divergieren. Die Oberfläche zu beiden Seiten dieses Stranges ist körnig strukturiert und weist ebenfalls Rillen auf.



78 Xylota sylvarum L. ♂ (14 mm). REM.

78a Praetarsus dorsolateral (Basis rechts) .

Diese Ansicht soll neben der typischen Strukturierung der Pulvillus-Oberseite (vgl. Abb. 77) vor allem die Insertion der Krallen (K) (am Krallenhöcker) und der Pulvillen (P) (dahinter) sowie ihre Stellung zueinander zeigen.

Der Praetarsus ist hier stark ins Tarsenendglied (T) eingezogen, die Pulvillen sind weit nach ventral geschlagen. Die Krallen sind (wohl bei der Präparation) ein Stück zur Mitte gebogen; die rechte Kralle ist lateral von innen (Innenseite = IS), die linke Kralle von dorsal sichtbar.

78b+c Ausschnitte von Abb. 78a :

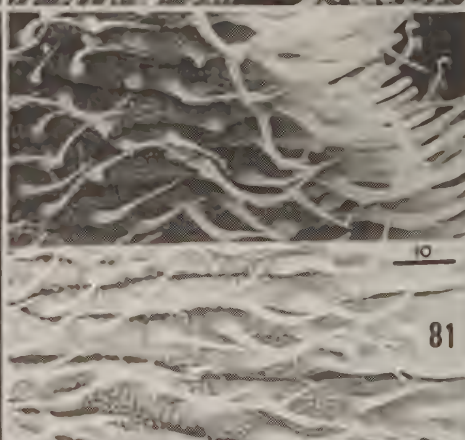
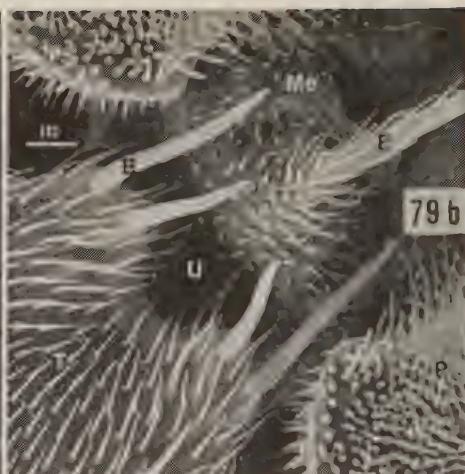
Basaler Bereich des linken Pulvillus (P) dorsal.

Zwischen der äußeren Krallen- und der inneren Pulvillus-Basis liegt verbindende M e m b r a n (Me1), deren Oberfläche in typischer Weise körnig strukturiert und teilweise mit feinsten Mikrotrichien besetzt ist. Proximal ist diese Membran hier etwa blasenartig vorgewölbt, was auch bei anderen Diptera-Familien beobachtet werden konnte (vgl. Abb. 90d).

Das Pulvillus-Sklerit (PS) trägt einen dichten Trichombesatz, aber seine stark verjüngte Basis ist völlig glatt. Sie inseriert nahe der Basis des Krallenhöckers, der oberflächlich allerdings nicht sichtbar ist, da er im Innern liegt und unter anderem von membranöser Kutikula überdeckt ist. Das Pulvillus-Sklerit ist in dieser basalen Aushöhlung (dunkel) beweglich eingelenkt und hat dort ganz offensichtlich die nötige Bewegungsfreiheit (s. p. 76) .

78d Ausschnitt von der Basis eines linken Pulvillus dorsal.

Hier ist der Ursprung der zentralen Längsrillen am Rande des Pulvillus-Sklerits (PS) mit den verschiedenen benachbarten Strukturen stärker vergrößert dargestellt.



- 79 Sphaerophoria scripta L. ♂ (10 mm). REM.
- 79a Tarsenendglied (T) mit teilweise eingezogenem Praetarsus ventral.
- 79b Ausschnitt von Abb. 79a : Basis des Praetarsus ventral.

Der ventrale Endrand des letzten Tarsengliedes ist in 2 zackenartige Ausbuchtungen ausgezogen, die für die Familie der Syrphidae offenbar charakteristisch sind. Sie tragen je 2 kräftige, verschieden lange Endborsten (B), die wahrscheinlich beim Kontakt des Praetarsus mit der Unterlage von Bedeutung sind (s. p. 58, 272) .

Die Oberfläche des Tarsus ist dicht mit Trichomen übersät. Dazwischen stehen einzelne kleine Borsten, die größer als die Trichome sind und durch ihren Basalring als Borsten zu erkennen sind.

Das kurze, dünne Empodium (E) ist bis zur Spitze dicht mit Trichomen besetzt. - Die kurzen, einfachen Trichome der Pulvillus-Sklerite (PS) gehen kontinuierlich in die geknöpften Hafttrichome der Pulvillus-Unterseite über.

- 80 Eristalis pertinax SCOPOLI ♂ (14 mm) :
Isolierter rechter Pulvillus dorsal. REM.

Diese Strukturierung der Pulvillus-Oberseite ist für die Mehrzahl der Eristalinae typisch: Die erhabenen sklerotisierten "Versteifungsrippen" (und die dazwischen liegenden Längsrillen) verteilen sich - ausgehend vom Rand des Pulvillus-Sklerits - fächerartig (radial) über die mit Trichomen besetzte Oberfläche (vgl. Abb. 2, 14, 15) .

Innen an der Basis des wohlentwickelten Pulvillus-Sklerits (PS) setzt die zur Krallenbasis führende verbindende Membran (Me1) an.

- 81 Helophilus trivittatus F. ♂ (15 mm) :

Ausschnitt vom Endrand eines Pulvillus dorsal. REM.

Dieses Foto zeigt in 2 Helligkeitsstufen die körnige, gerillte und dicht mit Trichomen besetzte Oberfläche des Pulvillus einer weiteren Eristalinae. Die marginalen Hafttrichome sind basal z.T. gabelig gespalten.

- 82 Volucella zonaria PODA ♀ (19 mm). pl. REM.

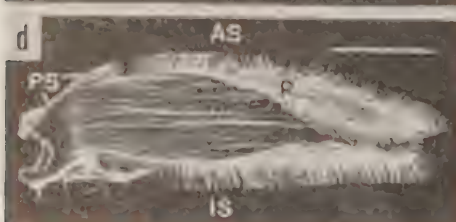
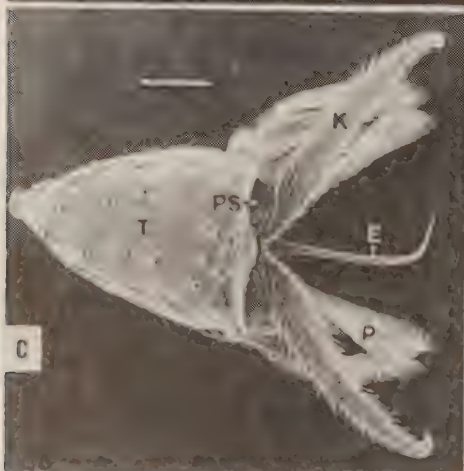
- 82a Isolierter Praetarsus ohne linken Pulvillus ventral.

Das Tarsenendglied (T) ist bis auf ein Fragment des dorsalen Endrandes abpräpariert. Vom linken Pulvillus ist nur noch ein Teil der sklerotisierten Kutikulawand des Pulvillus-Sklerits (PS) erhalten. Letzteres ist also wohl nur parietal, und nicht kompakt sklerotisiert.

Die längliche Streckplatte (U) mit dem setiformen Empodium (E) und ein kleines Stück der basal ansetzenden Krallensehne (S) sind völlig freigelegt. Am Ende der Streckplatte läßt sich beiderseits die membranöse Verbindung (Me) zu den Pulvillus-Skleriten und Krallen (K) erkennen.

- 82b Ausschnitt von Abb. 82a : Basis der Streckplatte (U) mit Ansatz der Krallensehne (S) ventral.

Die Ventralfläche der Streckplatte ist schuppenartig strukturiert, wobei die "Schuppen" von außen nach innen kontinuierlich kleiner werden. Median befindet sich eine flache Mittelrinne. In der basalen Einbuchtung inseriert die kutikulare (!) Krallensehne über faltige membranöse Kutikula (Me). Das ovale "Loch" an der Sehnen-Ansatzstelle kommt dadurch zustande, daß sich die Kutikula bei der Bildung der Sehne als Apodem von der Oberfläche aus nach innen einstülpt. (HASENFUSS: Mündl. Mitt. 1983).



C o n o p i d a e

83 Sicus ferrugineus L. (9 mm).

Krallen (K) s. Abb. 16 !

Bei den REM-Präparaten ist infolge der Trocknung die dünne, biegsame Randzone (s. Abb. 83b) der Pulvillen (P) teilweise (vor allem apical) nach dorsal gebogen.

83a Praetarsus ventral. p2. REM.

Dieser Praetarsus ist teilweise eingezogen; die Streckplatte liegt fast völlig im Tarsenendglied (T) verborgen. Das sehr dünne Empodium (E) ist etwas nach dorsal gekrümmt. Es trägt einen dichten Besatz von anliegenden Trichomen.

83b Praetarsus ventral. p3. LM.

Dieses Präparat ist weitgehend flach-gedrückt, so daß Krallen (K) und Pulvillen (P) weit auseinander stehen.

Die ventrale Kutikula des Tarsenendgliedes (T) ist abpräpariert worden, um die Krallensehne (S, schwach sichtbar) und insbesondere die breite S t r e c k p l a t t e (U) freizulegen. Diese weist median an der Basis des Empodiums (E) eine distal divergierende, keilförmige Zone mit kurzen Trichomen auf, sonst ist die ventrale Oberfläche von etwa gleich großen, rundlichen Schuppenplättchen bedeckt (hier kaum sichtbar). Lateral besitzt die Streckplatte offensichtlich 2 stärker bzw. dicker sklerotisierte Zonen.

An der äußeren Basis der senkrecht stehenden, gespreizten Krallen sind die verbindenden Membranen (Me) als fast transparente Stränge erkennbar.

Die Pulvillen, deren stark sklerotisierte, querliegende Pulvillus-Sklerite (PS) sich basal deutlich abheben, besitzen jeweils eine dünne, schmale Randzone, die den Pulvillus peripher umgibt. Sie ist nicht sklerotisiert und daher besonders biegsam (Biegezone).

83c Tarsenendglied (T) mit Praetarsus dorsal. p1. REM.

Starke Borsten entfernt. -

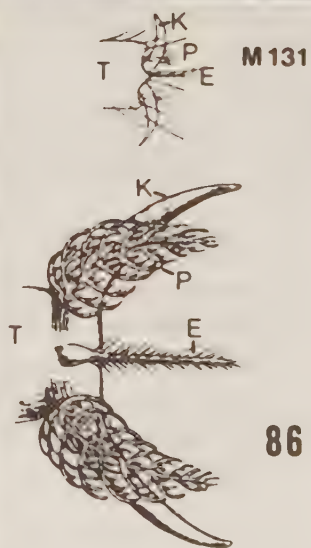
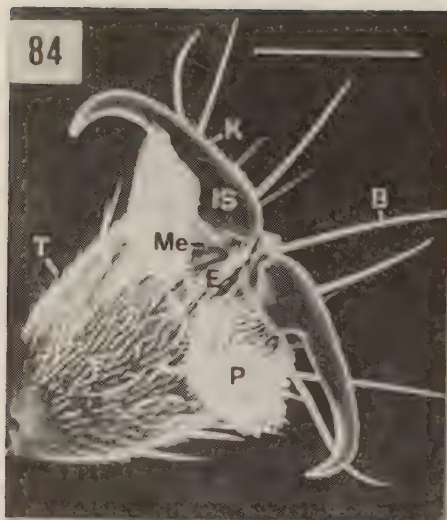
Unmittelbar hinter den Basen der ziemlich weit gespreizten, senkrecht stehenden Krallen (K) inserieren die oberseits glatten Pulvillus-Sklerite (PS), die hier kaum vom Tarsalrand verdeckt sind.

83d Isolierter linker Pulvillus dorsal. p1. REM.

83e Ausschnitt von Abb. 83d : Basis des Pulvillus dorsal.

Die Pulvillus-Oberseite ist von zahlreichen parallelen sklerotisierten Längsrippen mit dazwischen liegenden Längsrillen bedeckt. Sie verlaufen ziemlich flach und senken sich zum Ende des Pulvillus hin nur leicht ab.

Das eigenartig geformte, querliegende Pulvillus-Sklerit (PS) trägt ventral Trichome, ist aber dorsal völlig glatt. An seiner Innenseite (IS) hängen Reste verbindender Membran (Me1).



U l i d i d a e

- 84
- Physiphora demandata F.
- ♀ (5 mm) :

Tarsenendglied (T) mit eingezogenem Praetarsus ventral.
p3. REM.

Dieser Praetarsus ist so weit ins Tarsenendglied eingezogen, daß wegen der kleinen, teilweise nach unten geschlagenen Pulvillen (P) sogar die Innenseiten (IS) der nach rückwärts gerichteten Krallen (K) mit ihren stark verbreiterten Basen ventral sichtbar sind. - Das ziemlich kurze Empodium (E) ist bis zur Spitze mit Trichomen besetzt.

D r y o m y z i d a e

- 85
- Neuroctena anilis FALLÉN
- ♀ (10 mm). REM.

- 85a
- Gestreckter Praetarsus ventral.
- p3.

Hier liegt der Praetarsus und damit die Streckplatte (U) mit ihren schuppenartig querverriefen Seiten fast völlig frei. Dazwischen befindet sich nur eine relativ schmale, mit kurzen Trichomen besetzte Mittelzone.

Beiderseits des setiformen Empodiums (E), das nur einen schwachen Trichombesatz im proximalen Bereich aufweist, sind basal verbindende Membranen (Me) erkennbar.

- 85b
- Praetarsus ohne Krallen und Empodium dorsal.
- p2.

Lange Borsten z.T. entfernt. - Nach der Extraktion der Krallen sind Reste verbindender Membranen (Me) übrig geblieben. -

Vom Rand des Pulvillus-Sklerits (PS) geht hier eine lateral gerillte, erhabene Mittelzone aus, die entsprechend den Verhältnissen bei den Pulvillen vieler Diptera als sklerotisiert angenommen und daher als Versteifungsleiste (VL) bezeichnet werden kann.

Die langgestielten, z.T. gegabelten Hafttrichome (s. Abb. 85c: p. 267) inserieren nahe dieser sich apical verjüngenden Mittelzone und sind mit ihr über parallele Rillen verbunden.

E p h y d r i d a e

M131 Scatella stagnalis FALLÉN (2 mm): Praetarsus dorsal.

Bei dieser kleinen Art sind die Pulvillen (P) relativ zum Tarsenendglied (T) sehr klein und schmal.

Das Empodium (E) ist fiederartig.

86 Teichomyza fusca MACQUART (5 mm) :

Praetarsus ventral : KIEFFER (1900: Abb. 8) .

Solche bäumchenartig verästelten Pulvillen (P) sind innerhalb der Brachycera - im Gegensatz zu den Nematocera - eine Seltenheit.

Hippoboscidae

THEODOR & OLDROYD (1965) beschreiben den Praetarsus dieser Familie folgendermaßen (Unterstreichungen, "PS" und "Melophagus" vom Autor hinzugefügt) :

Der Praetarsus ist breit und abgeflacht und trägt 2 große Krallen und ein gefiedertes Empodium sowie 2 Pulvillen. Diese letzteren sind bei einigen Arten verkümmert. Die



Textfig. 9. a) Praetarsus von *M. ovinus*; v vordere Kralle; h hintere Kralle. (Wenn das Bein horizontal seitwärts gestreckt ist.) „Einfache Kralle“. — b) Praetarsus von *Stenopteryx*. Bh Basalhöcker; E Empodium; P Pulvillus. „Doppelte Kralle“.

Krallen bestehen aus einem starken Basalteil, auf den die eigentliche Kralle in scharfem Winkel zurückgebogen ist. Diese Form der Kralle findet sich im Genus *Hippobosca*, bei allen anderen Säugetierparasiten und beim Genus *Ornithoica*, das auf Vögeln lebt (Textfig. 9a). Bei allen anderen Vogelparasiten sind die Krallen zweigeteilt, so daß sie in Seitenansicht dreiteilig erscheinen, wenn der Basalteil mitgerechnet wird (Textfig. 9b). In manchen Gattungen (*Hippobosca*, *Melophaginae*) sind die Krallen desselben Fußes bei den meisten Arten ungleich lang, eine ist dicker, kürzer und stärker gekrümmt. In diesen Fällen sind die Pulvillen ebenfalls ungleich; der größere Pulvillus steht an der kürzeren Kralle. *Hippobosca camelina* ist eine Ausnahme insofern, als beide Krallen gleich groß sind und beide Pulvillen verkümmert sind.

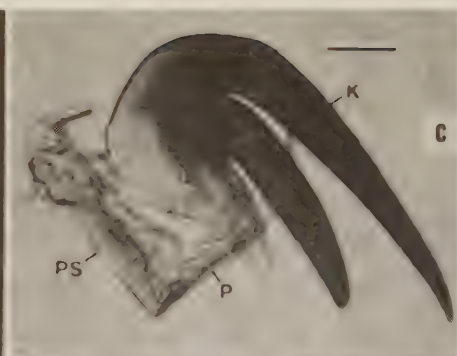
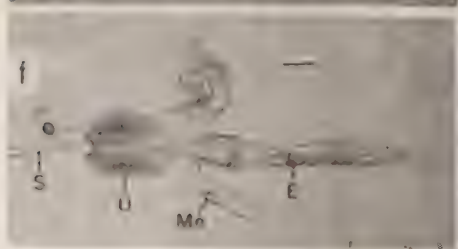
Die nun folgenden Ausführungen stützen sich hauptsächlich auf eigene Beobachtungen bei der Präparation von Praetarsen einer alkohol-konservierten Crataerhina pallida (vgl. Abb. 87) sowie auf die ausführliche Beschreibung des Praetarsus der Hippoboscidae bei OCKLER (1890: p. 252 + Fig. 56, 64) :

Neben den mächtig entwickelten Krallen (K) sind bei den Hippoboscidae auch die Pulvillen (P) speziell an die ektoparasitische Lebensweise dieser Fliegen angepaßt: Jedes Pulvillus - Sklerit (PS) ist - um den Krallen

nicht hinderlich zu sein - zu einer $\frac{+}{-}$ langen, schmalen ziemlich flachen Skleritplatte umgewandelt, an deren Ende der sehr wenig sklerotisierte Haftpulvillus ansetzt. Die Hinterkante des Pulvillus-Sklerits ist mit dem hellbraunen Basalteil der Kralle membranös verbunden (s. Abb. 87d) . Wenn nun die Krallen eingeschlagen werden, so nimmt ihr Basalteil jeweils das lange Pulvillus-Sklerit mit zurück und schiebt es teilweise in den ventralen Ausschnitt des Tarsenendgliedes (T) hinein. Die Pulvillen kommen dadurch etwa wie in Abb. 87a zu liegen. Durch diesen Einklapp-Mechanismus der Pulvillen ist der weiche und empfindliche Haftpulvillus während des Haftens der Krallen im Pelz von Wirtstieren eng am Tarsus angelegt und lateral noch durch die Krallen geschützt.

Das gefiederte E m p o d i u m (E in Abb. 87a, f-h) ist in Textfig. 9b in seiner Lage richtig, aber " didaktisch ungünstig " eingezeichnet; denn es inseriert natürlich nicht am Pulvillus-Sklerit (wie man hier annehmen könnte), sondern ist wie überall auch hier ein direkter Fortsatz der Streckplatte und verläuft daher median zwischen den Pulvillen.

Die folgende Gattung steht der Gattung Stenepteryx von Textfig. 9b sehr nahe und hat auch einen sehr ähnlichen Praetarsus.



- 87 Crataerhina pallida LATREILLE (6 mm)
= Mauersegler-Lausfliege

- 87a Tarsenendglied (T) mit eingezogenem Praetarsus ventral.
p1. REM.
Linker Pulvillus (P) apical umgebogen. -

Dieser Praetarsus ist als stark eingezogen zu erkennen, da die Krallen (K) und die Pulvillen (P) weit zurückgeschlagen sind. - Typisch für die Hippoboscidae ist (außer Krallen und Pulvillen) das gefiederte, basal verdickte setiforme Empodium (E).

Von den Pulvillen ist nur die ventrale, dicht mit Hafttrichomen besetzte Haftfläche sichtbar, während die langen Pulvillus-Sklerite hier "eingeklappt" und somit verdeckt sind. Daher sieht es hier so aus, als würden die Pulvillen nebeneinander direkt an der ventralen Tarsalwand entspringen.

- 87b Isolierter linker Pulvillus (P) ohne Pulvillus-Sklerit dorsal. p1. REM.

Basis etwas beschädigt. - Der ziemlich flache Haftpulvillus besitzt eine leicht gekörnte dorsale Oberfläche mit Längsrillen, die auf der Außenseite zur Peripherie hin ziehen.

- 87c Isolierter rechter Krallen-Pulvillus-Komplex lateral, von außen. p3. LM.

Hier zeigt sich, daß der helle Basalzahn der Kralle (K) an sich nur eine extreme Verbreiterung der Krallenbasis darstellt. - Das Pulvillus-Sklerit (PS) ist, obwohl es ziemlich hell pigmentiert ist, stark sklerotisiert. An seinem Ende inseriert der schmale Haftpulvillus (P) im rechten Winkel.

- 87d Isolierter rechter Krallen-Pulvillus-Komplex lateral, von außen. p1. REM.

Spitze des 2. Krallenzahns abgebrochen. -

Das langgestreckte, glatte Pulvillus-Sklerit (PS) verläuft parallel zur Krallenbasis und ist mit ihr über membranöse Kutikula (Me1) flexibel verbunden.

- 87e Isolierter linker Krallen-Pulvillus-Komplex lateral, von innen. p1. REM.

Der 3. Krallenzahn ist basal etwas beschädigt. Er weist ventrolateral feine Längsrillen auf.

Von der hier der Unterlage zugewandten Außenseite der Krallenbasis ragt ein Stück vom Pulvillus-Sklerit (PS) und etwas verbindende Membran (Me1) hervor. Diese inseriert also nicht an der völlig glatten Innenseite (IS) der Kralle.

- 87f Isolierte Streckplatte (U) mit Krallensehne (S) und Empodium (E) dorsal. p3. LM.

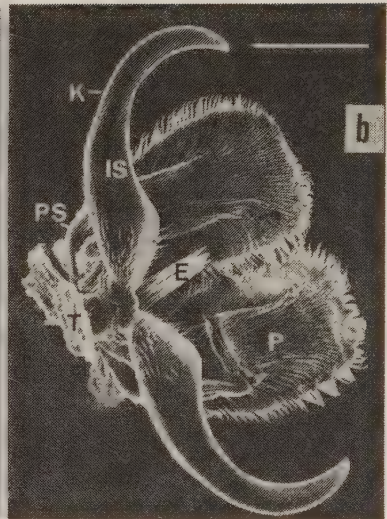
Aufgrund ihrer $\frac{+}{-}$ starken Transparenz konnten diese flachen Teile im lichtmikroskopischen Präparat mit Durchlicht weitgehend durchleuchtet werden, so daß hier kaum ein Unterschied zwischen Dorsal- und Ventralansicht besteht.

- 87g Isolierte Streckplatte (U) mit Krallensehne (S) und Empodium (E) ventral. p3. REM.

- 87h Ausschnitt von Abb. 87g :
Streckplatte (U) und Basis des Empodiums (E) ventral.

Abb. 87g zeigt dasselbe Stück wie Abb. 87f, aber als REM-Präparat ! -

Die beiderseits in ganzer Länge querverriefte Streckplatte weist eine schmale glatte Mittelzone auf, aus der das basal ebenfalls glatte, kräftig entwickelte Empodium entspringt. Am Ende der Streckplatte und an der Basis des Empodiums inserieren dorsolateral verbindende Membranen (Me), die ventral Mikrotrichien tragen und im lichtmikroskopischen Bild (Abb. 87f) an ihrer Transparenz zu erkennen sind. Letzteres gilt natürlich auch für die glatten Membranen (Me) am Ende der Krallensehne, die vor der kleinen basalen Einbuchtung der Streckplatte inseriert.



M u s c i d a e

Die Morphologie des Praetarsus von Musca domestica L. ist von HASENFUSS (1977) untersucht worden. Diese Art besitzt keine praetarsalen Besonderheiten: 2 Krallen, 2 Pulvillen mit Längsrillen auf der Oberseite und 1 setiformes Empodium mit Trichomen.

88 Mesembrina mustacea L. ♀ (14 mm). REM.

88a Tarsenendglied (T) mit Praetarsus ventral. p3.

Bei dem mit langen, geraden Trichomen besetzten Empodium (E) ist die dünne Spitze abgebrochen; sie ist bei anderen Tarsen desselben genadelten Exemplars z.T. noch vorhanden.

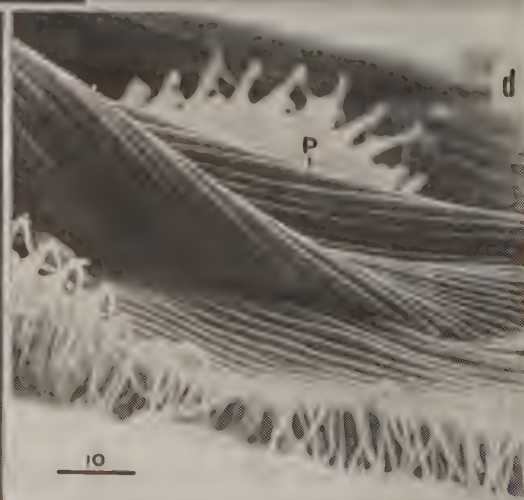
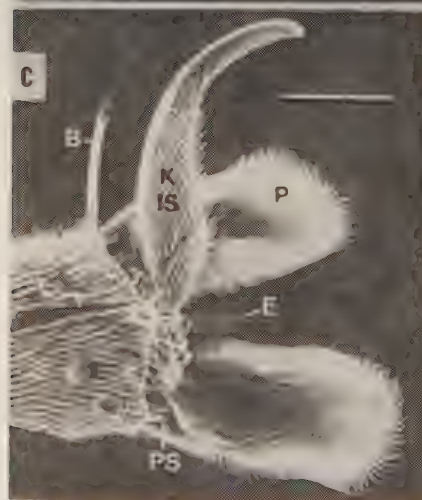
88b Isolierter Praetarsus dorsal. p1.

An der Basis der Krallen (K) ist median noch ein kleines Endstück vom Dorsalrand des Tarsenendgliedes (T) mit abpräpariert. Der rechte Pulvillus (P) ist quer auseinandergebrochen. Die Spitze des Empodiums (E) fehlt. -

Die Oberseite der Pulvillen ist mit ihren Längsrillen und ihrer breiten erhabenen Mittelzone ähnlich strukturiert wie bei Calliphora (s. Abb. 89).

Daß die Krallen hier in Ruhestellung stehen - bei gestrecktem Praetarsus - ist daran zu erkennen, daß ihre Innenseiten (IS) dorsal sichtbar sind. Auch die Pulvillen befinden sich in Ruhestellung; denn sie liegen eng nebeneinander.

Da hier keine Verbindung zur Krallensehne mehr besteht, kann der Praetarsus wohl nicht eingezogen, sondern nur gestreckt ("entspannt") sein.



C a l l i p h o r i d a e

89 Calliphora vicina ROBINEAU-DESVOIDY (10 mm)

s. Abb. 1, 5, 20, 25, 26 !

89a Praetarsus ventral. p2. ♀. REM.

Das basal dicht mit Trichomen besetzte Empodium (E) ist hier etwas nach links gekrümmt und erreicht das Ende der Pulvillen (P) nicht. Die sehr lange Borste (B) inseriert am dorsalen Tarsalendrand.

89b Isolierter Praetarsus ohne linke Kralle dorsal. ♀. LM.

Ausschnitt davon s. Abb. 1c ! - vgl. Abb. 89c . -

Die rechte Kralle (K) inseriert am Krallenhöcker (KH), der hier mit einem Stück der rechten dorsolateralen Wand des Tarsenendgliedes (T) als einziger Rest desselben mit abpräpariert worden ist.

Die Pulvillen (P), deren Länge ca. 0,32 mm beträgt, sind durch nahezu durchsichtige Membranen (Me) mit dem übrigen Praetarsus verbunden. Die Abbildung zeigt deutlich die Lage der Pulvillen bezüglich der darunter gelegenen Streckplatte (U) und dem darüber gelegenen Krallenhöcker.

Vom schmalen querliegenden Pulvillus-Sklerit (PS) geht terminal die insbesondere basal stärker sklerotisierte und erhabene breite Mittelzone aus. Sie wird in typischer Weise von der kaum sklerotisierten, helleren Randzone (= Biegezone) peripher umgeben.

89c Praetarsus ohne rechte Krallen dorsal. p3. ♀. REM.

Lange Borsten entfernt. - vgl. Abb. 89b . -

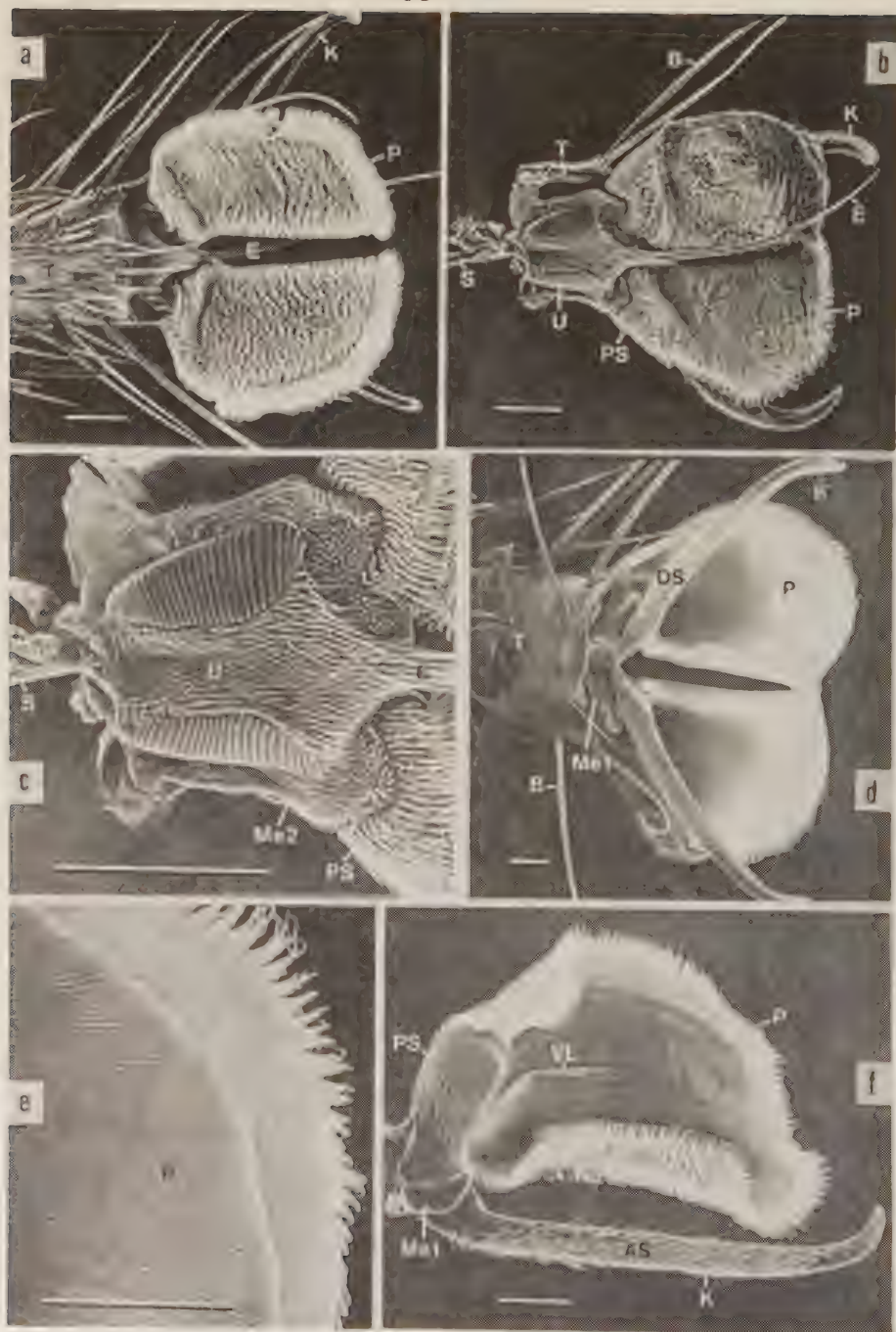
Die linke Krallen (K) liegt hier so, daß ihre Innenseite (IS) von oben sichtbar ist, d.h. in weitgehend "entspannter" Lage; ihre Spitze ist nicht gegen die Unterlage gerichtet.

Wie wohl bei den meisten Muscoidea ist die gesamte Oberseite der relativ flachen Pulvillen (außer den basal glatten Pulvillus-Skleriten PS) mit feinen Längsrillen bedeckt.

89d Ausschnitt von Abb. 25g :

Mitte des rechten Pulvillus (P) dorsolateral. p1. ♂. REM.

Die L ä n g s r i l l e n der erhabenen Mittelzone des Pulvillus setzen sich hier nicht direkt in die Längsrillen der flachen Randzone fort.



S a r c o p h a g i d a e

90 Sarcophaga carnaria* L. ♂. REM.

Entsprechend den starken Größenschwankungen innerhalb dieser Art - nach JACOBS & RENNER (1974) 7-20 mm ! - variiert wohl auch die Größe der Pulvillen. Daher wurde jeweils die Körperlänge der untersuchten Exemplare angegeben.

90a Praetarsus ventral. p3. 10 mm.

Die großflächigen Pulvillen (P) liegen eng nebeneinander. Sie sind hier ziemlich gut ausgebreitet; denn ihre bandartige Randzone ist nur in der Mitte nicht sichtbar, wo sie wie in Abb. 90d nach dorsal gebogen ist.

Der ventrale Ausschnitt des Tarsenendgliedes (T) ist bei *Sarcophaga* klein, so daß nur das dicht mit Trichomen bestandene Ende der Streckplatte erkennbar ist.

90b Isolierter Praetarsus ventral. p3. 11 mm.90c Ausschnitt von Abb. 90b : Basis des Praetarsus ventral.

Hier ist die breite Streckplatte (U) ventral völlig freigelegt. Sie weist an der Basis, wo die Krallensehne (S) inseriert, keine mediane Einbuchtung auf. Sie ist der Streckplatte von *Calliphora* (s. Abb. 5c) sehr ähnlich, aber ihre querverrieften Seiten sind deutlich breiter und ihre dicht mit Trichomen besetzte Mittelzone ist entsprechend schmaler. Aus dieser entspringt das äußerst dünne und lange Empodium (E), das häufig apical abgebrochen, hier aber in ganzer Länge erhalten ist.

90d Praetarsus dorsal. 13 mm.

Lange Borsten (B) z.T. entfernt. -

Die etwa tropfenförmigen, lappenartigen Gebilde zwischen Krallen- und Pulvillenbasis stellen verbindende Membranen (Me1) dar, die im frischen Zustand blasenartig hochgewölbt, im trockenen Zustand wie hier aber weitgehend eingefallen und flach erscheinen: vgl. Abb. 18, 77, 78 .

Die Krallen (K) stehen hier in etwa senkrechter Stellung, d.h. sie kehren ihre Dorsalseite (DS) nach oben. Ihre Basen sind sehr nahe nebeneinander am Krallenhöcker eingelenkt.

Die Krallen sind insbesondere basal relativ schwach entwickelt. Anscheinend sind sie nicht besonders stabil und brechen leicht ab. Bei lebenden Fliegen der Gattung *Sarcophaga* konnten nämlich nicht selten ⁺ weit abgebrochene Krallen gefunden werden, und zwar vor allem bei älteren oder einige Tage lebend gehaltenen Exemplaren.

Die gleiche Beobachtung machte DE MEIJERE (1901: p. 445) bei Anthomyiidae mit sehr großen Pulvillen :

" Die Krallen sind hier in der Regel nur als verkümmerte, behaarte Stummel vorhanden, indem sie leicht abzubrechen scheinen. "

90e Ausschnitt von Abb. 90d: Apicaler Randbereich des linken Pulvillus (P) dorsal : Sehr feine parallele Längsrillen.

Bei vielen höheren Brachycera kommt an der Peripherie der Pulvillen eine derartig abgesetzte flache R a n d z o n e vor. Bei *Sarcophaga* verläuft sie ringsherum, wobei sie beiderseits etwa im basalen Viertel des Pulvillus beginnt.

Bei luftgetrockneten Tarsen ist sie vor allem an der Innenkante der Pulvillen infolge der Trocknung meist $\frac{+}{-}$ hochgebogen, so daß die ventrale Haftfläche nach oben gekehrt ist: s. Abb. 90a+d+f. Diese $\frac{+}{-}$ schmale Randzone ist besonders biegsam, weil sie nicht sklerotisiert und sehr flach ist; daher kann sie auch als Biegezone bezeichnet werden.

90f Linker Krallen-Pulvillus-Komplex dorsal. p2. 10 mm.

Hier ist die linke Kralle (K) nach rechts auf die Unterlage gebogen, so daß ihre Außenseite (AS) nach oben zu liegen kommt. So wird die zwischen Pulvillus-Sklerit (PS) und Krallenbasis liegende verbindende Membran (Me1) sichtbar.

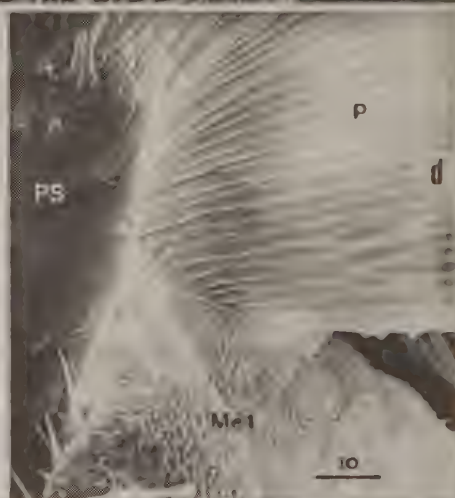
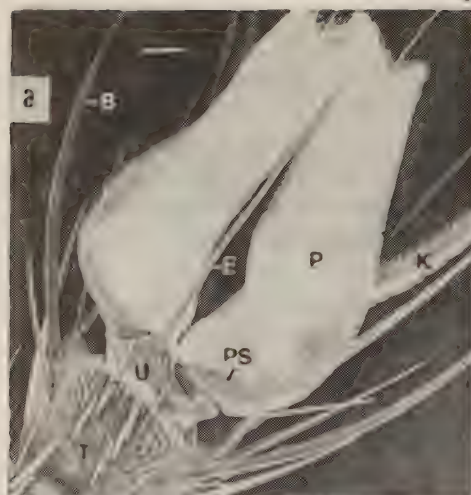
Von der Basis des querliegenden, basal glatten Pulvillus-Sklerits geht distal eine schmale, erhabene, sklerotisierte Versteifungsleiste (VL) mit Längsrillen aus, die in der Mitte des Pulvillus (P) ausläuft.

T a c h i n i d a e

Neben der folgenden Art wurden 3 weitere Tachinidae-Arten rasterelektronenmikroskopisch untersucht :

- *Echinomyia grossa* L.
- *Gymnosoma rotundatum* L.
- *Allophora hemiptera* F. (sehr schmale, lange Pulvillen) .

Die Praetarsen dieser Arten sind hier jedoch nicht abgebildet, da die Pulvillen sehr ähnlich wie bei *Nowickia ferox* ausgebildet sind, vor allem auch bezüglich der Strukturierung der Oberseite, die überall feine Längsrillen aufweist.



91 Nowickia ferox PANZER (15 mm). REM.

91a Praetarsus ventral.

Von den langen, großflächigen Pulvillen (P) ist hier nicht die gesamte Ventralfläche sichtbar, da ihre Seitenränder infolge der Lufttrocknung des Praetarsus nach dorsal eingerollt sind, und zwar viel stärker als in Abb. 91c .

Nicht nur die Pulvillen, sondern vor allem auch das lange, dünne Empodium (E) mit seiner trichterförmig erweiterten, mit Trichomen besetzten Basis sind sehr ähnlich wie bei der Gattung Sarcophaga (vgl. Abb. 90) .

91b Ausschnitt von Abb. 91a :
Basisbereich des linken Pulvillus ventral.

Der Seitenrand der hier nur terminal sichtbaren Streckplatte (U) ist an der engen, fächerartigen Querriefung erkennbar. Median geht das Ende der Streckplatte nahtlos in das Empodium (E) über.

Das ventral mit einfachen Trichomen besetzte Pulvillus-Sklerit (PS) ist mit der Streckplatte über membranöse Kutikula (Me2) verbunden, die einen dichten Besatz von Mikrotrichien aufweist.

91c Isolierter linker Pulvillus dorsal.

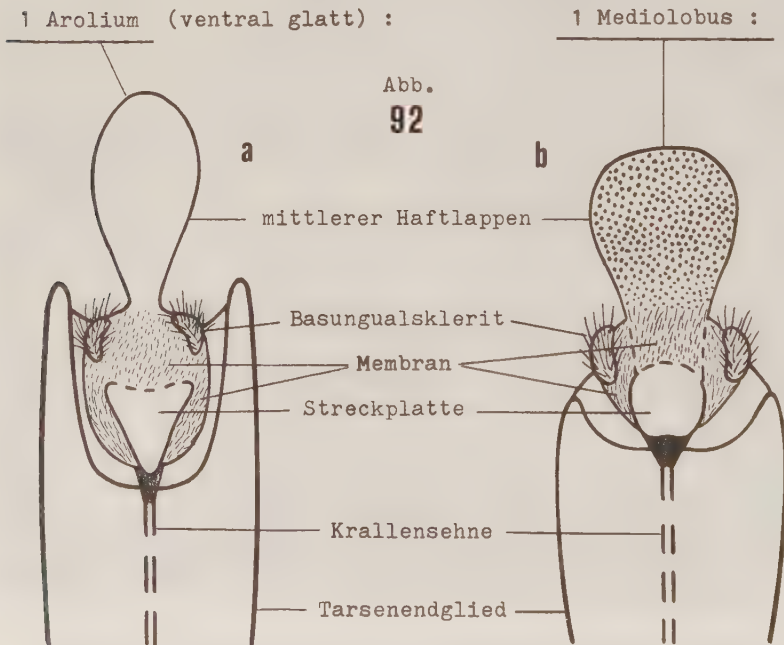
91d Ausschnitt von Abb. 91c : Basis des Pulvillus dorsal :
Ursprung der Längsrillen am distalen Rand des
Pulvillus-Sklerits (PS) .

Das kielartige proximale Ende des schlanken Pulvillus-Sklerits, dem innen verbindende Membran (Me1) mit körniger Oberflächenstruktur anhaftet, ist entsprechend seiner medianen Insertion weit nach innen gerichtet.

Die dorsalen Längsrillen sind nicht ganz so fein wie bei Sarcophaga (s. Abb. 90f). Die bandartige Randzone ist zum großen Teil nach oben gebogen.

5.4. Die Praetarsus-Typen der Diptera (Abb. 92)

Es gibt bei Diptera - abgesehen von Sonderbildungen und orimentärer oder rudimentärer Entwicklung praetarsaler An-
hänge - grundsätzlich 4 verschiedene Ausbildungsformen des
Praetarsus (Praetarsus-Typen), die hauptsächlich von der An-
zahl und Art der H a f t l a p p e n bestimmt werden:



Tipulomorpha

vgl. Abb. 29-31, M62, M65

Psychodomorpha

wenige Culicomorpha

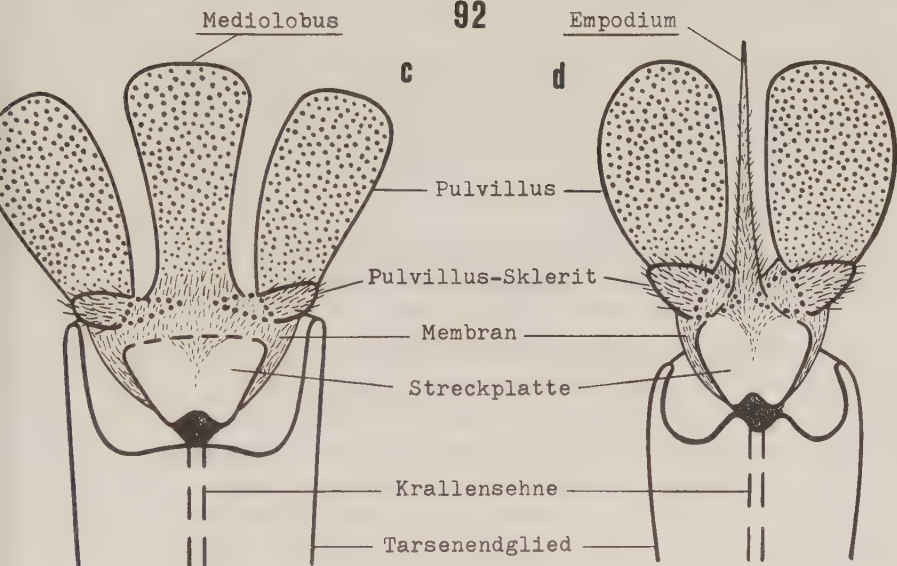
Bibionomorpha z.T.

vgl. Abb. 33, 45

3 Haftlappen :2 Pulvillen :

Abb.

92

Bibionomorpha z.T.Homoeodactyla

(exclusive Bombyliidae)

vgl. Abb. 7c-e, 55, 57

die meisten CulicomorphaBombyliidaeAsilomorphaCyclorrhapha

} = heterodactyle

Brachycera

vgl. Abb. 4, 65

Abb. 92 a-d : Die 4 Praetarsus-Typen der Diptera ventral und
ihr Vorkommen bei den 7 Infraordnungen (vgl. Tab.2) :

Halbschematische Skizzen (nach den angegebenen REM- und LM-Abb.):

Die paarigen Krallen sind nicht eingezeichnet, da sie bei allen 4 Grundtypen in gleicher Weise vorhanden sind.

Hafttrichome (der Haftlappen) sowie innen gelegene Basen der Pulvillus-Sklerite punktiert. Ungeknöpfte Trichome und Mikrotrichien als entsprechend feine Striche dargestellt.

Glatte Membran am Ende der Krallensehne schattiert.

Erläuterungen zu Abb. 92 :

In dieser Abbildung sind REM-Fotos mit lichtmikroskopischen Aufnahmen kombiniert, so daß nicht nur die Oberfläche des Praetarsus, sondern auch durchscheinende (innen gelegene) Teile dokumentiert sind (s. p. 10).

So liegt etwa die Krallensehne (gestrichelt) unterhalb der ventralen Kutikuladecke des Tarsenendgliedes.

Die Basungualsklerite und Pulvillus-Sklerite sind in ihrer ungefähren Form und Lage dargestellt, wobei nicht nur ihre ventrale Oberfläche abgebildet ist. Dementsprechend ist bei den Pulvillus-Skleriten die weiter dorsal gelegene, quer nach innen ragende, verjüngte Basis punktiert eingezeichnet, die ventral nur im LM-Bild (transparent) erkennbar ist.

Der Endrand der Streckplatte ist jeweils gestrichelt dargestellt, da an der Oberfläche (teilweise) ein $\pm$ kontinuierlicher Übergang zur darauf folgenden membranösen Kutikula möglich ist. Dennoch ist die Streckplatte durch ihre Sklerotisierung und ihre $\pm$ schuppenartige Oberfläche stets als solche zu erkennen.

Abb. 92 zeigt die Praetarsen in gestrecktem Zustand, so daß sie ventral völlig freiliegen.

Die ventrale Einbuchtung am Ende des Tarsenendgliedes ist unterschiedlich groß, entsprechend den Verhältnissen bei den einzelnen Gruppen (am größten bei Tipulomorpha, Abb. 92a).

Die Gattung Panorpa (Ordo Mecoptera) besitzt prinzipiell den Praetarsus-Typ von Abb. 92a; bei ihr ist aber zusätzlich ein Plantasklerit und ein gut entwickeltes Camerasklerit vorhanden, und die Streckplatte hat eine andere Form (s. Abb. 27) .

Bei Abb. 92b muß für die Infraordnung Bibionomorpha zum großen Teil der Ausdruck "Basungualsklerit" durch "Pulvillus-Sklerit" ersetzt werden, da es sich hier wohl meist um rudimentäre Pulvillen handelt (s. 7.7.3.) .

Eine der Abb. 92a+c+d entsprechende, aber weniger detaillierte Darstellung zeigt die Figur 120 von HENNIG (1973: p. 199). In dieser sind allerdings einige Ungenauigkeiten festzustellen: Vor allem ist die Streckplatte bei Tipulidae viel zu groß und bei Tabanidae gar nicht eingezeichnet.

Daher wurde Figur 120 nicht in die vorliegende Arbeit übernommen; sie diente jedoch zur Anregung für Abb. 92 .

6. Vergleichende Tabelle der Haftlappen (vgl. Abb. 92)

6.1. Tab.2 : Übersicht über die Ausbildung der Haftlappen
und anderer praetarsaler Teile

Lit.	REM +LM	Familie	HL- Formel	Variationen und Besonderheiten
<u>K</u>	<u>1</u>	<u>Ordo Mecoptera</u>	1 (0)	<u>1 Arolium</u> : Loboform; ventral glatt, <u>ohne HTr.</u> ; ähnlich wie bei Tipulomorpha. (R) (s. Abb. 27)
K		<u>SO Protomecoptera</u>	1-0	
K		Meropeidae	1	
K-43		Notiothaumidae	0	
K-43 M32	<u>1</u>	<u>SO Eumecoptera</u> (6 Familien)	1	bei Bittacidae nur 1 K.! Bei Panorpa zumindest <u>2 BS</u> (M32; R)
K		<u>SO Neomecoptera</u>	0	
K		Boreidae	0	
	<u>65</u>	<u>Ordo Diptera</u>		
	<u>21</u>	<u>SO Nematocera</u> mon.?		(s. Abb. 92a)
M, L	<u>5</u>	<u>IO Tipulomorpha</u> mon.*	1 (0)	<u>1 Arolium</u> : Loboform; ventral glatt, <u>ohne HTr.</u> ; ähnlich wie bei Mecoptera; (R) z.T. ± stark bis total rud. (M). 2 oft schwach entw. <u>BS</u> (M62-66; R)
M68	1	Trichoceridae	1	<u>Arolium</u> andersartig (R); ganz ohne Tr.. <u>2 BS</u> zu 1 Skleritbogen verwachsen (?) (R)
M62	3	Tipulidae	1	<u>Arolium</u> z.T. seitlich kompreß (daher hoch); (R; GRÜNBERG 1910)
M64 <u>L-13</u>		Cylindrotomidae	1	<u>Arolium</u> blasenförmig, membranös; ventral an der Basis des Praetarsus eine bauchig vorgewölbte Membran. (L-13)
M66	1	Limoniidae	1-0	<u>Arolium</u> oft ± stark bis total rud.
R	<u>3</u>	<u>IO Psychodomorpha</u> mon.? (s. Abb. 92b)	1	"Pul. scheinen noch primär zu fehlen." (H) <u>Loboforme HL ventral mit HTr.</u> dicht besetzt: Ebenso bei allen folgenden Diptera !
M, <u>L</u>		Blephariceridae	0	bei Hapalothrix lugubris ♂ 2 große pul.ähnliche K. !
L		Deuterophlebiidae	1	12 A.. Nur 1 K. pro pes. <u>ML</u> beim ♂ stark vergrößert (H)

Lit.	REM +LM	Familie	HL- Formel	Variationen und Besonderheiten
		Nymphomyiidae		3 A.
		Tanyderidae		35 A.
M72	1	Ptychopteridae	1	<u>2 BS</u> (M,R)
M94 L	2	Psychodidae	1	HL klein. 2 kleine BS (R) (nach M keine Spur von Pul.)
R	<u>7</u>	<u>10 Culicomorpha:</u> mon.*		<u>Starke Variation in Zahl und Ausbildung der HL. HL oft ± fiederartig.</u> Primärer Grundtypus wohl: 1, 3 oder 1+2.
M93 L		Dixidae	<u>1</u>	<u>Emp. fiederartig.</u> Dixa nach L ohne Pul.
M92 L	1	Chaoboridae	<u>1+2</u>	<u>Pul. wohl z.T. setiform (!?);</u> <u>bei Mochlonyx rud.</u>
M90 L	1	Culicidae	<u>1+2</u>	<u>Starke Variation der K. + HL:</u> <u>HL oft ± rud., m. fiederartig; bei</u> <u>Anophelinae m. total rud. (H,L).</u> <u>Pul. loboform: Culex, Stegomyia.</u>
M		Thaumaleidae	1	68 A.. <u>ML</u> ± rud., mit kurzen Tr.
M97 L-9	2	Simuliidae	1(+2)	<u>ML</u> wohl oft ± rud. (M99); ventral nicht geknöpfte Tr. (M,R). 2 kleine <u>BS</u> (R)
M78 L-5	1	Ceratopogonidae	1-0 (<u>1-0</u>)	<u>ML</u> m. ± stark bis total rud., außer bei Forcipomyia, Atrichopogon, Apelma-♂; z.T. fiederartig, selten bis halbe K.länge (M)
M85 L	2	Chironomidae	<u>1(+2)</u>	<u>Starke Variation der HL:</u> <u>Emp. z.T. ± rud., oft fiederartig.</u> <u>Pul. oft ± stark bis total rud.</u>
L		- Tanypodinae	0- <u>1</u>	<u>Emp. ± stark bis total rud..</u> <u>Pul. selten vorhanden (bei Psec-</u> <u>trotanypus groß und breit)</u>
L		- Podonominae	<u>1(+2)</u>	<u>Emp. lang bis kurz.</u> <u>Pul. ± stark bis total rud., nur</u> <u>bei Trichotanypus groß und breit.</u>
L-7		- Diamesinae	1	offenbar <u>1 ML</u> statt 1 Emp. (L-7)
L		- Orthocladiinae	<u>1(+2)</u>	<u>Emp. z.T. ± rud..</u> <u>Pul. oft ± stark bis total rud.</u>
L	2	- Chironominae	<u>1(+2)</u>	<u>Emp. selten rud..</u> <u>Pul. vorhanden bis total rud.</u>

Lit.	REM +LM	Familie	HL- Formel	Variationen und Besonderheiten
R	<u>6</u>	<u>IO Bibionomorpha</u>		Primärer Grundtypus wohl: 3 HL (s. Abb. 92c)
		Perissomatidae		6 A.
L		Pachyneuridae	3	3 A. 1 <u>ML</u> (E)
L		Axymyiidae	2	3 A. <u>ML</u> fehlt! <u>Pul.</u> winzig
M106 L	1	Anisopodidae	1+2	2 winzige <u>Pul.</u> mit nicht geknöpften HTr. (R)
		Cramptonomyiidae		3 A.
L		Hesperinidae	3	nur Hesperinus (H)
M105 L	2	Bibionidae	3	
L		Hyperoscelidae	1	<u>Pul.</u> fehlen
M103 L	1	Scatopsidae	1+2	<u>Pul.</u> ± rud.. Bei <u>Aspistes berolinensis</u> 1 ML und 2 setiforme <u>Pul.</u> ! (M104)
M77 L		Lestremiidae Cecidomyiidae	1(+2)	<u>ML</u> immer loboform !? (R); m. gut entw. (L); nur bei einigen Gattungen ± rud. (E). <u>Pul.</u> schwächer entw., oft ± stark rud.
R	1	Ditomyiidae	1(+2)	<u>HL</u> ± rud.; ventral wenige nicht geknöpfte Tr.. <u>Pul.</u> z.T. als winzige Rudimente vorhanden (?) 10 A.
		Diadocidiidae		
		Keroplastidae		
		Bolitophilidae		nur Bolitophila (50 A.)
M75 L		Mycetophilidae	1+2 0	<u>Exechini</u> : Praetarsus ± stark bis total rud. (E) <u>Mycetophilini</u> : Praetarsus fast immer deutlich (E)
M76 L-15	1	Sciaridae	1(+2) et al.	Starke Variation innerhalb der <u>Sciarinae</u> : 1; 2; 3; 2; 1+2 (<u>Pul.</u> geweihtartig; oft Emp. und m. <u>Pul.</u> ± stark rud.; <u>HL</u> oft fiederartig, nur aus Tr. bestehend (z.B. bei Epidapus).
		Baeonotidae		1 A.

Lit.	REM +LM	Familie	HL- Formel	Variationen und Besonderheiten
M, L R	44	<u>SO Brachycera</u> mon.		(s. Abb. 92c)
	11	<u>IO Homoeodactyla</u> mon.?	m.3	<u>ML</u> vorhanden, ähnlich den Pul.. Struktur der <u>HL</u> -Oberseite m. schuppenartig oder körnig, m. mit ± dichtem Tr.besatz. (R)
		Rachiceridae		nur Rachicerus (34 A.)
		Xylophagidae	3	nur Xylophagus (20 A.)
SZI- LADY 1932	1	Coenomyiidae	3	
		Pantophthalmidae		nur 23 neotrop. A.
		Xylomyiidae		
M107 L	2	Stratiomyidae	3	
L	1	Rhagionidae	m.3	bei Lampromyia statt 1 ML 1 seti- formes Emp. (!?)
		Pelecorhynchidae		42 A.
M110 L	3	Tabanidae	3	
L-17		Acroceridae	3	Pul. schmal
<u>L</u>		Nemestrinidae	3	11 paläarkt. Gattungen: <u>HL</u> bei 8 Gattungen fast so lang wie die K., bei 3 Gattungen von halber K.länge (Nemestrellus) oder fast ganz rud.
M, <u>L</u>	4	Bombyliidae	$\frac{1+2}{0}$	Sehr starke Variation! 3 <u>HL</u> bei Cyrtosia (M) !? <u>Emp.</u> bei manchen verkürzt (M); m. dicht mit Tr. besetzt (R). <u>Pul.</u> gut entw. (bei der Mehrzahl der Gattungen) bis total rud. (beides sogar innerhalb von ein- zelnen Gattungen!)
M, L	9	<u>IO Asilomorpha</u> mon.? (s. Abb. 92d)	m. $\frac{1+2}{0}$	<u>Emp.</u> variiert oft stark. Struktur der <u>Pul.</u> -Oberseite m. körnig, z.T. gerillt. (R) <u>Pul.</u> dorsal m. mit 1 oder 2 me- dianen Versteifungsleisten. (R)
M, L	2	Therevidae	(1+2)	<u>Emp.</u> wohl oft ± rud. (R); fehlt z.B. bei Thereva (M). <u>Pul.</u> fehlen nur bei Caenophanomyia.
M119 L		Scenopinidae	(1+2)	<u>Emp.</u> stark bis total rud.
		Apioceridae		<u>Pul.</u> dorsal mit 1 Medianborste (H)
M <u>L</u> -1		Mydidae	1+2	<u>Emp.</u> sehr klein. <u>Pul.</u> ± gut entw.; dorsal mit 1 Medianborste (H)

Lit.	REM +LM	Familie	HL- Formel	Variationen und Besonderheiten
M111 <u>L</u>	3	Asilidae	<u>1+2</u>	
M,L		- Asilinae	<u>1+2</u>	<u>Pul.</u> fast stets gut entw.
L	2	- Laphriinae	<u>1+2</u>	<u>Pul.</u> stets vorhanden
L		- Dasypogoninae	<u>1+2</u>	bei etlichen A. sind die <u>Pul.</u> teilweise bis total rud. (bei Laphistia sogar Variation innerhalb der Gattung)
M,L	1	- Leptogastrinae	0	<u>Pul.</u> fehlen. Statt Emp. median eine krallenartige Neubildung (= <u>Afterkralle</u>) (R)
M121 <u>L</u>	2	Empidae	<u>1+2</u> (3) (0)	<u>Emp.</u> lang + schmal bis kurz + breit (dicht mit Tr. besetzt); fehlt selten; bei Hemerodromiinae + Atalantinae klein, bei den 4 übrigen paläarkt. Subfamilien sogar sehr klein, haarförmig. <u>Pul.</u> selten total, öfter teilweise rud.
M120 <u>L</u>	2	Dolichopodidae	<u>1+2</u>	<u>Emp.</u> m. gefiedert, vielgestaltig. 3 HL bei Hydrophorus (M) !? <u>Pul.</u> m. klein; fehlen bei Sphyrotarsus; bei ♂ mancher A. (z.T.) stark vergrößert.
M,L R	<u>24</u>	<u>IO Cyclorrhapha</u> mon.	<u>1+2</u>	<u>Emp.</u> fast immer setiform. <u>Emp.</u> und/oder <u>Pul.</u> fehlen selten. Struktur der <u>Pul.</u> -Oberseite m. mit ± feinen Längsrillen (R)
M123 <u>L</u>	1	Lonchopteridae	2	nur Lonchoptera (20 A.)
M124 <u>L</u>		Platypezidae	(1+) 2	K. + HL klein. <u>Emp.</u> sehr klein; z.T. total rud. (M)
		Ironomyiidae		1 A.
		Sciadoceridae		2 A.
M126 <u>L-43</u>		Phoridae	<u>1+2</u>	K. + <u>Emp.</u> + <u>Pul.</u> m. klein. <u>Emp.</u> : m. borsten- oder dornförmig, nach oben gebogen, mit oder ohne Tr. (M); z.T. ± (bisweilen total) rud.; bei Borophaga haarförmig. <u>Pul.</u> : m. länglich-schmal; bei einigen Gattungen sehr schmal, zart, fiederartig; selten total rud.. <u>Spezialbildungen</u> am Praetarsus bei manchen Gattungen (z.T. nur bei ♂ oder ♀)
M125 <u>L</u>	1	Dorylaidae	<u>1+2</u>	<u>Emp.</u> lang, sehr schmal, borsten- oder dornförmig, ventral mit Tr.. <u>Pul.</u> m. groß + breit (bei ♀ > ♂!).

Lit.	REM +LM	Familie	HL- Formel	Variationen und Besonderheiten
M127 L	13	Syrphidae	<u>1+2</u>	<u>K. + Pul.</u> stets gut entw.. <u>Emp.</u> borsten- oder dornförmig; oft ± kurz (R); ventral mit Tr.(M)
M, L, R	<u>3</u>	<u>Acalyptratae</u> ^{mon.?} (65 Familien)	<u>1+2</u>	<u>Keine Abweichung</u> vom <u>1+2</u> - Schema gefunden. Bei den m. unter 6 mm großen Fliegen sind <u>K. + Emp. + Pul.</u> entsprechend dem geringen Körpergewicht <u>m. relativ klein</u> . Reduktionen der HL kommen wohl bei besonders kleinen A. bisweilen vor (R) sowie bei A. mit speziellen ökologischen Gegebenheiten, z.B. innerhalb der Coelopidae (REMMERT 1960).
M, L	<u>6</u>	<u>Calypttratae</u> ^{mon.*} (18 Familien) Mormotomyiidae	<u>1+2</u>	<u>Emp.</u> variiert z.T. in Länge, Dicke und Tr.besatz. <u>Pul.</u> variieren z.T. in Größe, Form und Oberflächenstruktur. 1 A.
M132 L-7	1	Glossinidae Hippoboscidae	<u>1+2</u>	nur Glossina (22 A.) <u>K.</u> stark entw., z.T. mit 2-3 Zähnen. <u>Emp.</u> gefiedert. <u>K. + Pul.</u> in manchen Gattungen am selben Tarsus <u>ungleich</u> (größere Pul. neben der kürzeren K.); <u>Pul.</u> selten rud.; m. flach anleg- bar.
M135 L-4 L		Nycteribiidae Stebliidae	2 <u>1+2</u>	<u>K.</u> stark entw.. <u>Emp.</u> fehlt (M) (bei allen?) <u>K.</u> stark entw.. <u>Pul.</u> groß. <u>Emp.</u> verzweigt.
L		Scatophagidae	<u>1+2</u>	<u>K. + Pul.</u> nur bei räuberischen A. kräftiger, sonst nur mäßig entw.
E		Anthomyiidae	<u>1+2</u>	<u>Pul.</u> variieren z.T. in Länge (+ Form)
M, R	1	Muscidae Eginiidae	<u>1+2</u>	10 A.
R	2	Calliphoridae	<u>1+2</u>	<u>K. + Pul.</u> des ♂ (selten auch des ♀) oft stark verlängert: Bei vielen Gattungen der Agrii- nae und einigen Gattungen der Moriniinae. <u>K. + Pul.</u> von ♂ + ♀ sehr klein und zart: Bei Miltogrammatinae (außer Taxigramma).
E	1	Sarcophagidae	<u>1+2</u>	

Lit.	REM +LM	Familie	HL- Formel	Variationen und Besonderheiten
		Rhinophoridae		60 A.
		Stackelbergomyiidae		1 A.
<u>E</u>	1	Tachinidae	<u>1+2</u>	<u>Pul.</u> variieren stark in Länge (+ Form); beim ♂ oft ± verlängert
L		Gasterophilidae	<u>1+2</u>	K. + <u>Pul.</u> gut entw.; <u>Pul.</u> (nur) bei Gyrostigma rud.
L		Oestridae	<u>1+2</u>	K. m. gut entw.. <u>Pul.</u> beim ♂ m. viel stärker entw. als beim ♀ (Ausnahme: Cephemyia)
L		Hypodermatidae	<u>1+2</u>	<u>Pul.</u> m. beim ♂ + ♀ gut entw. (nur wenig kürzer als die K.); von hal- ber K.länge bei Oestromyia marmo- tae ♀; fehlen bei Pavlovskiata.
		Cuterebidae		50 A.

66 = Gesamtzahl der mit REM und/oder LM untersuchten Arten.

6.2. Erläuterungen zu Tab. 2

6.2.1. Allgemeines

Tab. 2 soll einen Vergleich der Ausbildungsformen der Praetarsen bei allen Familien der Mecoptera und Diptera ermöglichen. Dabei ist versucht worden, möglichst vollständige Angaben über die Existenz von Haftlappen zu machen, während die Krallen weniger berücksichtigt wurden.

6.2.2. Abkürzungen der Literatur (= Lit.)

(s. Literaturverzeichnis)

E ENDERLEIN (1936)

H HENNIG (1973)

K KALTENBACH (1978)

L LINDNER (Ed.) (1923-1979)

M DE MEIJERE (1901)

R RÖDER (1984), also eigene Untersuchungen (mit REM oder LM)

6.2.3. Übrige spezielle Abkürzungen der Tab. 2

+	steht an passenden Stellen für "und" (z.B. " K. + Pul. ")	
A.	Art(en)	
BS	Basungualsklerite	
<u>Emp.</u>	Empodium	Folgende Angaben über die <u>Mono-</u>
entw.	entwickelt	<u>phyllie</u> von Diptera-Gruppen sind
<u>HL</u>	Haftlappen	nach HENNIG (1973) unter der je-
HTr.	Hafttrichome	weiligen Subordo bzw. Infraordo
IO	Infraordo	(soweit möglich) hinzugefügt:
<u>K.</u>	Kralle(n)	
m.	meist	mon. monophyletisch
<u>ML</u>	Mediolobus	mon.* sehr wahrscheinlich
<u>Pul.</u>	Pulvillen	monophyletisch
<u>rud.</u>	rudimentär	mon.? Monophylie fraglich
SO	Subordo	(bzw. ungeklärt)
Tr.	Trichome	

6.2.4. Spalte "Lit."

Hier ist die Literatur abgekürzt angegeben (s. 6.2.2.), aus der sich Angaben über "HL-Formel" sowie "Variationen und Besonderheiten" ermitteln ließen. Das gilt in der letzten Spalte allerdings nur für diejenigen Angaben, hinter denen kein gesonderter Literaturhinweis - wie z.B. (L) oder (R) - in Klammer steht.

Sind in Spalte "Lit." außer L noch mehr Werke genannt, so gilt immer L, soweit nicht in der letzten Spalte eine andere Angabe in Klammer steht. Eine Ausnahme davon bilden nur die Artenzahlen (in der letzten Spalte), z.B. "10 A." : Sie stammen stets aus HENNIG (1973) und stellen die ungefähren Zahlen der auf der Welt bisher beschriebenen Arten dar. Diese Angabe soll artenarme Familien kennzeichnen, bei denen oft keine Informationen über Praetarsen zu finden waren.

"L" weist auf ausführliche Angaben bei L hin (analog "M" ...).
 "L-17" z.B. bedeutet, daß in L auf Seite 17 (und ggf. auf folgenden Seiten) zusätzlich zu Textangaben eine oder mehrere Abbildungen von Praetarsen vorhanden sind. Bei M drückt diese Zahl (z.B. M85) allerdings die Nummer der Abbildung aus.

6.2.5. Spalte "REM + LM"

Hier ist die Zahl der mittels REM und LM selbst untersuchten Arten registriert, von denen auch stets Praetarsen abgebildet sind.

6.2.6. Spalte "Familie"

Hier stehen neben wichtigen übergeordneten Taxa sämtliche Familien der Diptera - ausgenommen die 65 Familien der Acalyptratae - , genau nach dem System von HENNIG (1973) angeordnet. Dabei sind innerhalb der Diptera Familien verschiedener Superfamilien bzw. Sektionen durch dünnere bzw. dickere waagrechte Linien voneinander getrennt. Bei Infraordnungen werden zur Trennung Doppelstriche verwendet.

6.2.7. Spalte "HL-Formel" (= Haftlappen-Formel)

Durch diese Formel wird die Ausbildung von Haftlappen und Empodien in Kurzform ausgedrückt, um einen raschen Vergleich der verschiedenen Gruppen zu ermöglichen. Dabei sind setiforme (= borstenförmige) Empodien (bzw. Pulvillen) stets unterstrichen.

Es bedeuten z.B.:

- 1+2 : 1 Empodium (setiform oder fiederartig) und 2 Pulvillen
3 : 3 Haftlappen (loboform) (loboform)
1 : 1 Haftlappen
1(+2) : 1 mittlerer Haftlappen und z.T. 2 Pulvillen
1(+2) : 1 mittlerer Haftlappen und z.T. 2 ± schwach ent-
wickelte (rudimentäre*) Pulvillen

Variiert innerhalb von Familien die HL-Formel, so ist - soweit möglich - die am häufigsten vorkommende Formel angegeben; ggf. stehen nicht ganz so häufige Formeln darunter in Klammer. Für Familien, bei denen keine HL-Formel eingetragen ist, konnte eine solche aus der Literatur nicht ermittelt werden. Es kann dann aber wohl im allgemeinen die HL-Formel des übergeordneten Taxons oder verwandter Familien angenommen werden.

6.2.8. Spalte "Variationen und Besonderheiten"

Hier sind - soweit möglich - die wichtigsten einschlägigen Angaben aus der Literatur (meist aus L; s. auch 6.2.4.) bzw. eigene Angaben (R) stichpunktartig skizziert.

Um einen brauchbaren Überblick über die Ausbildungsformen des Praetarsus innerhalb der einzelnen Familien aus der Literatur zu gewinnen, mußten neben Bestimmungsschlüsseln vielfach die Beschreibungen von Untergruppen der jeweiligen Familien bis hin zu Gattungen und Arten durchgesehen werden. Somit stellen die Angaben in dieser Spalte oft eine Zusammenfassung solcher Einzelangaben dar.

Bei Haftlappen und Empodien kommt sehr oft die Bezeichnung "rud." (= rudimentär) vor. Sie wird der Einfachheit halber generell verwendet, auch dort, wo es nicht (ganz) sicher ist, ob es sich tatsächlich um Rudimente - und nicht etwa um Orimente - handelt.

Die Haftlappen-Unterseite ist nur bei Mecoptera und Tipulomorpha glatt und ohne Trichome. Bei allen übrigen Diptera ist sie dicht mit Hafttrichomen besetzt, die in der Regel geknöpft sind. Daher finden in Tab.2 nur Abweichungen davon Erwähnung.

Die Bezeichnung eines Haftlappens als "fiederartig" bedeutet etwa soviel wie "bäumchenartig verzweigt", "hirschgeweihartig verästelt" oder "buschförmig" : s. Abb. 41a.

Das betrifft vor allem die Haftlappen vieler Culicomorpha und ist nicht das gleiche wie ein "gefiedertes" Empodium bei manchen Brachycera: Hier trägt das setiforme Empodium zahlreiche längere Trichome, ähnlich wie bei der Fühlerborste vieler Fliegen.

Quellenangaben wie z.B. "(M)" oder "(L)" beziehen sich auf den vorstehenden Satz nur bis zu einem Punkt oder Strichpunkt (oder Rufzeichen), der (das) einen ggf. weiter vorausgehenden Satz abschließt.

6.3. Aus Tab.2 ersichtliche phylogenetische Aspekte

6.3.1. Vergleich mit dem Diptera-System von HENNIG (1973)

Die Ausbildung der Praetarsen bei den verschiedenen Diptera-Gruppen bestätigt weitgehend das System von HENNIG sowie dessen phylogenetische Vorstellungen:

- a) Die große Ähnlichkeit im Praetarsus zwischen Tipulomorpha und Mecoptera spricht für die nahe Verwandtschaft dieser beiden Gruppen.
- b) Die Tipulomorpha nehmen durch ihr Arolium, das sonst bei Diptera nicht vorkommt, eine Sonderstellung ein. Es ist dies einer der " Gründe für die Annahme, daß die Tipulomorpha als Schwestergruppe aller übrigen Dipteren anzusehen sind " (HENNIG 1973: p. 19).
- c) Die Ausbildung der Praetarsen steht in gutem Einklang mit der Gliederung in die Infraordines HENNIGS. Auffällig ist das besonders bei den Culicomorpha; denn innerhalb der Nematocera kommt nur bei ihnen ein Empodium vor. - Auch die Heterogenität der Bibionomorpha kommt ganz gut zum Ausdruck.
- d) Die Uniformität der 3 Haftlappen der Homoeodactyla (exclusive Bombyliidae) spricht für die noch ungeklärte Monophylie dieser Infraordnung sowie für die Vermutung von HENNIG (1973: p. 36), die Homoeodactyla könnten vielleicht die Schwestergruppe aller übrigen Brachycera sein.
- e) Die Haftlappen-Konfiguration 1+2 beginnt im System der Brachycera mit den Asilomorpha (inclusive Bombyliidae) und bleibt nahezu unverändert bei allen im System folgenden Familien. Selbst Reduktionen sind relativ selten. Diese Konstanz spricht für die Monophylie der Cyclorrhapha und auch für folgende Aussage von HENNIG (1973: p. 36): " Möglicherweise sind die Asilomorpha und Cyclorrhapha näher miteinander verwandt ("Heterodactyla" ...) " (als Asilomorpha und Homoeodactyla).

6.3.2. Primäre Grundtypen von Haftlappen-Konfigurationen

Darunter sei der für eine Gruppe ursprüngliche Typus zu verstehen. (vgl. 7.7.).

Ordo Mecoptera: 1 Arolium

Ordo Diptera: 1 Arolium (s. 7.6.1.)

IO Tipulomorpha: 1 Arolium

IO Psychodomorpha: 1 (loboformer) Medioloabus

Von dieser Gruppe an sind die loboformen Haftlappen ventral immer mit in aller Regel geknöpften Hafttrichomen dicht besetzt.

IO Culicomorpha: 1 oder 3 oder 1+2

Hier tritt am häufigsten die Konfiguration 1+2 auf, aber durch das Vorkommen von loboformen Medioloaben scheint 1 oder 3 (bzw. 1+2) als Grundtypus ebenfalls in Frage zu kommen. Möglicherweise gibt es bei dieser Gruppe keinen einheitlichen Grundtypus.

IO Bibionomorpha: 3 oder 1+2 (bzw. 1)

Hier sind wohl 3 Haftlappen als Grundtypus weniger wahrscheinlich, da die beiden Basungualsklerite an den Krallenbasen der Anisopodidae und vielleicht auch einiger anderer Gruppen eher Orimente als Rudimente von Pulvillen darstellen dürften (s. Abb. 45).

IO Homoeodactyla: 3 loboforme Haftlappen

IO Asilomorpha: 1+2

IO Cyclorrhapha: 1+2

6.3.3. Variationen bei Haftlappen

Solche Variationen werden wohl vor allem in den Gruppen verstärkt auftreten, bei denen Haftlappen

- a) eine untergeordnete Rolle spielen (d.h. keine wichtige Funktion ausüben) (s. 7.1.3.1.) und/oder
- b) ganz unterschiedliche funktionelle Bedeutung bei verschiedenen Arten haben.

Punkt a) scheint für viele Nematocera (insbesondere Culicomorpha zuzutreffen: Hier dürften wegen des geringen Körpergewichts der Mücken die Haftlappen weitgehend ihre Haftfunktion verloren haben. Vielleicht haben sie stattdessen vielfach andere Funktionen übernommen, z.B. sexualspezifische Anpassungen. Das wäre dann eine Kombination von Punkt a) und b).

Punkt b): Treten innerhalb einer Familie (z.B. Bombyliidae, Asilidae) starke Variationen in der Ausbildung der Praetarsen auf, so sind dafür (z.B.) folgende Ursachen denkbar:

- unterschiedliche Größe der Arten
- unterschiedliche ökologische Anpassungen (s. 7.1.3.2.):
 - an das Substrat, auf dem sich die Tiere bewegen
 - an die Art des Nahrungserwerbs

Haftlappen können sogar innerhalb einer Gattung stark variieren. Sie adaptieren sich also relativ schnell in der Evolution an bestimmte Umweltgegebenheiten (Erfordernisse). Sind diese jedoch bei allen Arten einer Familie weitgehend konstant, so wird die Wahrscheinlichkeit von größeren Variationen entsprechend gering sein.

Letzteres gilt z.B. für die Syrphidae (= Schwebfliegen), die stets wohlentwickelte Pulvillen besitzen: s. p. 270 .

Von 23 rasterelektronenmikroskopisch untersuchten Arten war bei keiner einzigen irgendeine Reduktion der Haftlappen festzustellen. Das ist leicht zu verstehen, wenn man die Beziehung dieser Fliegen zum Substrat beachtet: Sie sind fast alle Blütenbesucher und laufen auf $\frac{+}{-}$ feuchten und / oder glatten Blüten und Blättern umher. Hierzu brauchen sie eben ihre Pulvillen notwendig, so daß sich Reduktionen in der Evolution nicht "durchsetzen" würden. Das Empodium hingegen kann bisweilen auch $\frac{+}{-}$ rudimentär sein; bei der Gattung *Xylota* etwa ist es ziemlich kurz (s. Abb. 77a) .

7. Vergleichende Betrachtungen und phylogenetische Aspekte

In diesem Kapitel sollen verschiedene Ausbildungsformen und Variationen des Praetarsus und seiner Teile innerhalb der Diptera und insbesondere die mögliche phylogenetische Entwicklung diskutiert werden.

Übersicht über die praetarsalen Teile (vgl. Abb. 92):

- 2 Krallen (K) die konstantesten Teile des Praetarsus der Insekten; sind bei fast allen Diptera normal entwickelt und variieren im allgemeinen nur wenig.
- Streckplatte (U) Bei Mecoptera und innerhalb der Diptera nur bei Tipulomorpha.
- Arolium (Ar) : Bei Mecoptera und innerhalb der Diptera nur bei Tipulomorpha.
- Mediolobus (ML) = mittlerer Haftlappen der Psychodomorpha, (Culicomorpha), Bibionomorpha, Homoeodactyla.
Er unterscheidet sich vom Arolium in erster Linie durch die Unterseite, die dicht mit Hafttrichomen besetzt ist, während sie beim Arolium völlig glatt ist.
- Empodium (E) = direkter medianer Endfortsatz der Streckplatte: Bei Culicomorpha, Asilomorpha, Cyclorrhapha.
- 2 Basungualsklerite (BS) : Orimente von Pulvillen: Bei Mecoptera, Tipulomorpha, Psychodomorpha.
- 2 Pulvillus-Sklerite (PS) : ggf. Rudimente von Pulvillen; sehr wahrscheinlich homolog zu den Basungualskleriten.
- 2 Pulvillen (P) : Bei Culicomorpha, Bibionomorpha, Brachycera.

7.1. Der Praetarsus (s. 4.3.)

7.1.1. Beborstung

Im Gegensatz zum Tarsus besitzt der Praetarsus - bei Diptera zumindest - keine Innervierung. Demzufolge konnten am Praetarsus auch n i e m a l s B o r s t e n, sondern stets nur Trichome gefunden werden. Da die praetarsalen Teile nur eine mechanische Funktion ausüben, nämlich die Haftung auf der Unterlage, wäre hier eine Beborstung auch nicht nötig bzw. sinnvoll. Notwendige Sinnesfunktionen können die Tarsenglieder mit ihrer dichten Beborstung leisten (vgl. 4.2.2.).

7.1.2. Evolution des Praetarsus der Insekten

Der Praetarsus besteht aus verschiedenen kutikularen Bildungen (s. 4.3.), die unterschiedlich ausgebildet (z.B. geformt, strukturiert, sklerotisiert) sind und funktionell zusammenwirken. Er unterscheidet sich in Bau und Funktion deutlich von einem Tarsenglied oder einem anderen Beinsegment (vgl. p. 322 : 1. Satz des Zitats von SNODGRASS 1935).

So betrachtet DE MEIJERE (1901: p. 420, 423, 465) den Praetarsus als " selbständige Beinabtheilung " und als " besonderes Glied " .

Die gleiche Auffassung vertritt auch SNODGRASS (1952: p. 313) :

" That the pretarsus is a true end segment of the insect leg corresponding with the clawlike apical segment, or dactylopodite, of a myriapod or crustacean leg is evident from the fact that it has its own muscle. "

SNODGRASS (1935: p. 198 + 199) schrieb über den Praetarsus und insbesondere über den *D a c t y l o p o d i t* folgenden Text (mit Figur 110 A-E) :

The Pretarsus.—The terminal part of the insect leg in its usual form departs so far from the simple structure of a primitive end segment of the limb that entomologists generally have not understood its nature, though its morphological status has long been clear from the work of de Meijere (1901).

In the majority of arthropods the leg ends in a simple clawlike segment, which in the Crustacea is known as the *dactylopodite* (Fig. 50 A, *Ptar*). The crustacean dactylopodite is provided with two muscles, a levator and a depressor, both arising in the tarsus, or propodite. In the Hexapoda, a simple dactylopodite-like end segment of the leg occurs in the Protura, in some Collembola, in the larvae of many Coleoptera, and in the larvae of Lepidoptera and Tenthredinidae (Fig. 106, *Ptar*). In these forms it differs from the crustacean dactylopodite only in lacking a levator muscle and in having the fibers of the depressor muscle distributed in the tibia and the femur.

In most other adult, nymphal, and larval insects, the pretarsus bears a pair of movable lateral claws situated upon its base and articulated dorsally to the end of the tarsus, and the body of the segment is reduced to a small median claw or a lobe-like structure. The median claw is well preserved in the Lepismatidae (Fig. 110, C, D, *dac*) and the tendon of the depressor muscle arises from the ventral lip of its base (C, E, *x*). In *Japyx* the base of the pretarsus forms a large plate ventrally (B, *Utr*) upon which is attached the depressor "tendon" (*x*), while its tip is reduced to a minute median claw (A, *dac*) lying dorsally between the bases of the lateral claws (*Un*). In the so-called triungulin larvae of meloid beetles the apparent "lateral claws" of the feet are probably spines arising from the base of the median pretarsal claw, as are also the "lateral claws" of certain lampyrid larvae.

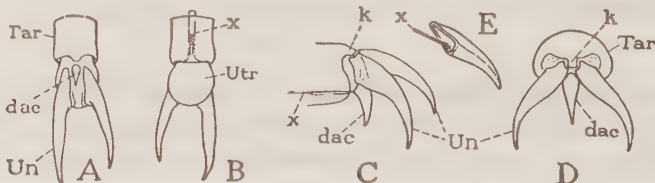


FIG. 110.—Examples of the retention of the median pretarsal claw (*dac*) in insects. A, pretarsus of *Japyx*, dorsal view. B, same, ventral view. C, pretarsus and end of tarsus of *Lepisma*, lateral view. D, same, end view. E, median claw, or rudimentary dactylopodite, of *Lepisma*, with "tendon" (*x*) of depressor muscle attached ventrally.

Um Mißverständnisse zu vermeiden, ist hier zunächst die Bedeutung der Bezeichnung "Dactylopodit" zu klären:

Die in Fig. 110 mit "dac" bezeichnete mittlere "Kralle" kann wohl nur als der $\pm$ reduzierte sklerotisierte Teil des ehemals vorhandenen Dactylopoditen angesehen werden. Aus seinem basalen membranösen Bereich, der ursprünglich wohl nur aus Membran bestand, die zweckmäßigerweise eine bewegliche Verbindung zum Ende der Sehne herstellt(e), haben sich im Lauf der Evolution wahrscheinlich die verschiedenen praetarsalen Anhänge gebildet, wie etwa die beiden lateralen Krallen.

Als homolog zum Dactylopoditen ist somit der gesamte Praetarsus anzusehen, also der ganze Komplex aus der mittleren "Kralle", den 2 lateralen Krallen und der basalen verbindenden Membran bis zum Sehnenende. Dieser Komplex kann - wie vormals der Dactylopodit - über die lange verbindende Sehne durch Kontraktion des weit proximal gelegenen Praetarsus-Beugermuskels bewegt werden.

Die gleiche Auffassung hat bereits DE MEIJERE (1901: p. 467) zum Ausdruck gebracht:

" die zwei Krallen bilden zusammen mit der Medianpartie ein besonderes Glied, welches im Ganzen wohl einem Dactylopoditen homolog sein mag. "

Von den Ausführungen von SNODGRASS ausgehend, erscheint folgende Entwicklung des Praetarsus der Insekten am wahrscheinlichsten:

Am Anfang der Entwicklung steht der unpaare krallenartige *D a c t y l o p o d i t*, der das Endglied des Beines darstellt und über eine ventral an seiner Basis inserierende Sehne bewegt wird.

Als nächstes entwickelten sich zusätzlich die beiden lateralen *K r a l l e n*, die mit dem Ende der Sehne wohl über membranöse Kutikula verbunden sein müssen, um bewegt werden zu können. Dadurch wurde der sklerotisierte Teil des Dactylopoditen überflüssig und langsam reduziert. Es kann zunächst zu einer Zwischenstufe kommen, wie sie von *Lepisma* (Ordo Zygentoma) repräsentiert wird (s. Fig. 110 C+D). Einen Endzustand dieser Reduktion zeigt *Japyx* (Ordo Diplura), s. Fig. 110 A+B .

Bei dieser Reduktion bleibt natürlich die Krallensehne erhalten, weil sie ja inzwischen für die Bewegung der lateralen Krallen unentbehrlich geworden ist. - Nach DE MEIJERE (1901: p. 461) findet sich bei allen Insekten und Myriapoden nur die eine an der Praetarsus-Basis endende Sehne.

Im Laufe der Entwicklung der 2 lateralen Krallen muß sich wohl die *S t r e c k p l a t t e* (Utr in Fig. 110 B) gebildet haben (vgl. 7.3.1.). Sie entstand wahrscheinlich einfach durch Ausdehnung und Sklerotisation eines Teils der Ventralfläche der zwischen Krallensehne und Krallen gelegenen verbindenden Membran. Die Streckplatte stellt also wohl eine Neubildung dar und nicht

etwa eine Umbildung des sklerotisierten Teils des Dactylopoditen, die vor allem auch aus strukturellen Gründen sehr unwahrscheinlich erscheint.

Die Gattung *Lepisma* hat übrigens - was SNODGRASS (1935) nicht erwähnt - ebenso wie *Japyx* bereits eine stark entwickelte Streckplatte. (DE MEIJERE 1901: p. 423).

Aus der membranösen Kutikula ventral zwischen den Krallenbasen bildete sich wahrscheinlich das *A r o l i u m* .

SNODGRASS (1935: 3. Absatz, 3. Zeile) betrachtet es (offenbar) als Produkt der Reduktion vom " body of the segment " . Es ist aber - wie auch die Krallen und alle anderen praetarsalen Teile ! - wohl eher als Neubildung aus der basalen praetarsalen Membran anzusehen, wobei aus Platzgründen der mediane sklerotisierte Teil des Dactylopoditen bereits weitgehend reduziert sein muß (s. Fig. 110 A).

Bereits OCKLER (1890: p. 231) hat die Haftlappen ihrer Herkunft nach wohl richtig gedeutet: Er hält sie " genetisch nur für eine umgewandelte Ausstülpung der das Tarsenglied abschließenden und mit den Krallen verbindenden Haut " .

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß der bei Arthropoden primär entwickelte Dactylopodit im Laufe der Evolution bei Insekten durch den Praetarsus ersetzt worden ist. Dieser kann in seiner Gesamtheit wohl als mit dem Dactylopoditen homolog betrachtet werden, wenngleich die praetarsalen Anhängen Neubildungen darstellen.

7.1.3. Faktoren, welche die Ausbildung des Praetarsus bestimmen

Im Rahmen der phylogenetischen Gegebenheiten wird die Entwicklung des Praetarsus im Laufe der Evolution wohl im wesentlichen von 2 wichtigen Faktoren entscheidend beeinflusst, dem Körpergewicht und der Lebensweise der jeweiligen Diptera.

7.1.3.1. Körpergewicht

Je schwerer ein Insekt ist, desto besser (größer) müssen naturgemäß die Haftenrichtungen entwickelt sein, um eine ausreichende Haftung auf der Unterlage zu ermöglichen.

Analog gilt: Je kleiner die Insekten werden, umso geringer wird die Bedeutung der Haftenrichtungen. So ist es im allgemeinen wohl zu erklären, daß in Gruppen mit fast durchweg kleinen bis winzigen Formen (z.B. Culicomorpha) starke Variationen in der Ausbildung der Krallen und Haftlappen - insbesondere Reduktionen - vorkommen. Diese praetarsalen Teile haben dann nicht selten zusätzliche Funktionen übernommen (z.B. bei sexuellen Anpassungen).

Demgegenüber sind solche größeren Variationen bei großen Diptera viel seltener (s. Tab. 2). Hier werden nämlich die Haftenrichtungen zum Haften im allgemeinen notwendig gebraucht und können daher wohl nur in besonderen Fällen für die Übernahme akzessorischer Funktionen umgebildet werden.

7.1.3.2. Lebensweise

Die Hafteinrichtungen der Insekten sind den ökologischen Gegebenheiten angepaßt.

Eine große Rolle spielt dabei das *S u b s t r a t*, auf dem die Tiere leben. So laufen beispielsweise sehr viele Diptera ständig auf Blüten und Blättern umher, die meist ⁺ glatt sind, so daß wohlentwickelte Haftlappen gebraucht werden (z.B. Syrphidae, s. p. 270).

Erfolgt der Blütenbesuch hauptsächlich im Flug wie bei den Bombyliidae (s.p.232), können die Haftlappen rudimentär sein.

Wenn der Untergrund bzw. das Substrat zum größten Teil *r a u h* oder *w e i c h* ist (z.B. Rinde, Sand, Erde, Schlamm), dann können die Krallen gut haften und die Haftlappen verlieren an Bedeutung.

So konnte REMMERT (1960) bei Strandfliegen (Coelopidae und einige andere Familien) gut entwickelte Krallen und schwach entwickelte Pulvillen bei den Arten feststellen, die in bzw. auf weichem, feuchtem Substrat leben. Andere (z.T. nah verwandte) Arten, die auf hartem, trockenem Substrat leben, besitzen schwach entwickelte Krallen und normal entwickelte Pulvillen.

Die Pulvillen können nach REMMERT (1960) " allgemein als günstig für das Klettern auf glatten und trockenen Oberflächen angesehen werden " .

REMMERT (1960: p. 436) vergleicht jene Arten im weichen, feuchten Substrat mit parasitisch lebenden Fliegen:

" Sehr deutlich ist wieder die Parallelentwicklung bei den in einem anderen Lückensystem lebenden Hippobosciden (im Haarleid von Säugetieren). Auch hier sind die Krallen sehr groß

(wenn auch ganz anders gebaut!) und die Pulvillen relativ gering entwickelt. Noch stärker ist dies bei den auf Fledermäusen parasitierenden Nycteribiidae der Fall. "

Weiterhin scheint für die Ausbildung der Haftlappen von Bedeutung zu sein, ob die Diptera mit W a s s e r in Berührung kommen. Atalanta (s. Abb. 71) und ähnliche kleine Empidae z.B. leben an der Wasseroberfläche fließender Gewässer (zwischen Wasserpflanzen). Die allermeisten Culicomorpha (s. p. 197) und manche andere Diptera schlüpfen an der Wasseroberfläche aus der aquatischen Puppe. In all diesen Fällen ist es wichtig, daß die Oberflächenhaut des Wassers nicht so leicht durchbrochen wird. Als entsprechende Anpassung ist wohl der hier stets zu beobachtende $\frac{+}{-}$ lange und dichte Trichombesatz an verschiedenen praetarsalen Anhängen zu verstehen, der diesen meist einen buschigen oder fiederartigen Habitus verleiht. (HASENFUSS: Mündl. Mitt. 1983).

Besondere Anpassungen des Praetarsus an eine ganz s p e - z i e l l e Lebensweise sind bei Diptera relativ selten. Hier seien nur wenige Beispiele für Diptera mit extrem umgestalteten bzw. rudimentären praetarsalen Anhängen erwähnt:

- Parasitismus z.B.:

- im "Pelz" von Bienen: Braula coeca (= Bienenlaus)
(s. KIEFFER 1900: Abb. 5, 6)
- im Fell von Säugetieren und im Gefieder von Vögeln: Hippoboscidae (s. Abb. 87)

- Episitismus (Beutefang) (?) z.B. bei Leptogaster (s. Abb. 69).

7.2. Die Krallen (K) (s. 4.11.)

7.2.1. Variation der Krallen (vgl. Tab. 2)

Die Krallen sind bei Diptera nur in seltenen Fällen reduziert (s. p. 233) oder am selben Tarsus ungleich entwickelt wie bei manchen Culicomorpha (s. Abb. M90, 44; s. p. 200). Bisweilen kommen - vor allem in dieser Gruppe - auch Unterschiede zwischen Vorder-, Mittel- und Hintertarsus vor (s. Abb. M90+91). Selten sind bei Diptera auch Abwandlungen in der Krallenform, wie etwa Zackenbildungen ("Krallenzähne") u.dgl. (s. Abb. 32, 37, 87, M90+88). Noch viel seltener sind stärkere Umbildungen. Nach DE MEIJERE (1901: p. 464) kann " im extremsten Fall die Kralle selbst in einen Haftlappen umgebildet " sein: Bei *Hapalothrix lugubris* LOEW ♂ (Blephariceridae, s. Tab. 2).

Die *Basis* der Krallen ist - lateral gesehen - $\frac{+}{-}$ stark verbreitert (s. Abb. 7a, 8b, 16-23), um eine breite membranöse Verbindung zu Haftlappen und Streckplatte zu ermöglichen. Diese Verbreiterung ist nur selten so gering wie z.B. bei *Sarcophaga* (s. Abb. 90d+f). Bei dieser Gattung sind die Krallen überhaupt ungewöhnlich schwach entwickelt (dünn) und wie Lebenbeobachtungen zeigten, brechen ihre Spitzen leicht ab. Diese Hypotrophie der Krallen steht wohl in Zusammenhang mit der Entwicklung von besonders großflächigen Pulvillen.

7.2.2. Entstehung der Krallen

Gegen die in der alten Literatur oft zu findende Auffassung, die Krallen seien umgebildete Haare oder Borsten, hat sich schon DE MEIJERE (1901: p. 462) ausgesprochen. Er bezeichnet die Krallen dagegen prinzipiell richtig als " direkte Fortsätze, Wucherungen der ganzen Haut des Praetarsus " und gibt für die Entstehung der Krallen 2 Möglichkeiten an: " Entweder hat das Endglied sich am Ende gespalten, oder es entstehen die Krallen als dorsale Anhänge vor der Spitze des Endglieds. " DE MEIJERE hat sich in seiner Diskussion zwar für keine der beiden Ansichten entschieden, aber die erste kann wohl zumindest für die Krallen der Insekten als äußerst unwahrscheinlich angesehen werden. So bleibt wohl nur die 2. Möglichkeit: Die Krallen entstanden wahrscheinlich (als Neubildung) aus der Kutikula der Basis des Dactylopoditen (s. p. 324).

7.3. Die Streckplatte (U) (s. 4.6.)

7.3.1. Bedeutung und Variation der Streckplatte

In der Evolution wird sich die Streckplatte wohl während der Entwicklung der beiden (lateralen) Krallen entwickelt haben (s. 7.1.2.); denn für die weit dorsal - und damit vom Sehnenende entfernt - inserierenden Krallen ist offenbar

ein stabiles ventrales Sklerit als Verbindungsstück zur Krallensehne notwendig geworden. Diese Streckplatte muß auch schon deshalb stabil, also sklerotisiert sein, weil sie bei Bewegung des Praetarsus ständig hin- und hergleitet. Vor allem aber kann sie durch ihre Formkonstanz (im Gegensatz zu membranöser Kutikula) den Praetarsus strecken, d.h. gleichmäßig nach distal verschieben, wenn sich die Praetarsus-Beugermuskeln entspannen.

Die Streckplatte scheint auch für die synchrone Bewegung der paarigen Krallen von Bedeutung zu sein (HASENFUSS : Mündl. Mitt. 1983) .

HOLWAY (1935: p. 6) bezeichnet die Streckplatte bei Insekten allgemein als den k o n s t a n testen Teil des Praetarsus und schreibt ferner: Ihre allgemeine Erscheinungsform ist immer die gleiche, obgleich sie in Größe und Form variiert. Das trifft auch für die Diptera zu.

Entsprechend der funktionellen Bedeutung läßt sich bei der relativen Größe der Streckplatte im allgemeinen wohl folgende Tendenz erkennen: Die Streckplatte ist relativ zum Praetarsus und Tarsus umso kleiner und schmaler sowie schwächer sklerotisiert, je geringer das Körpergewicht der jeweiligen Arten ist (vgl. 7.1.3.1.). So ist sie z.B. sehr klein bei den leichten und zarten Mücken der Trichoceridae

(s. Abb. 28), Culicomorpha (s. Abb. 36a, 42, M85), Anisopodidae (s. Abb. 45). Hingegen ist sie z.B. groß und breit bei den schweren und robusten Fliegen der Tabanidae (s. Abb. 7, 55a) und Asilidae (s. Abb. 65).

7.3.2. Vergleichende Tabelle der Struktur der Streckplatte

Diese Tabelle soll einen Vergleich der basalen Einbuchtung und insbesondere der ventralen Oberflächenstruktur der Streckplatte bei den untersuchten Arten ermöglichen.

7.3.2.1. Tab. 3: Ausbildung der Streckplatte bei den untersuchten Arten

Abb.	Infraordo (=IO) Familie	basale Einbuchtung	ventrale Oberflächenstruktur			
			Plättchen etwa uniform	Querriefung	Mittel- zone	Besonderheiten
27h	<u>Ordo Mecoptera</u>	(+)	+	-	-	
	Panorpidae					
	<u>Ordo Diptera</u>					
28-32	<u>Subordo Nemato- cera</u>	-	+	-	-	
	<u>IO Tipulomorpha</u>					
	<u>IO Psychodomorpha</u>					
33	Ptychopteridae	-	+	-	-	
36a, 42, M85	<u>IO Culicomorpha</u>	-	-	+		

Abb.	Infraordo (=IO) Familie	basale Einbuchtung	ventrale Oberflächenstruktur			
			Plättchen etwa unform	Querriefung	Mittel- zone	Besonderheiten
	<u>IO Bibionomorpha</u>					
45	Anisopodidae	+	+	-	+ glatt	
46,47	Bibionidae	-	+	-	-	Streckplatte di- stal um die Hälf- te erweitert und dort mit Tricho- men besetzt; pro- ximale Hälfte gleichmäßig "be- schuppt".
M103 49 M75 M76	Scatopsidae Ditomyiidae Mycetophilidae Sciaridae	}	-	+		
	<u>Subordo Brachycera</u>					
7,52a, 55a	<u>IO Homoeodactyla</u> (ohne Bombyliidae)					
59-61	Bombyliidae					
	<u>IO Asilomorpha</u>					
65	Asilidae	+	+	-	-	Plättchen sehr klein
70,71d	Empidae	+	-	+	+ Sch	
72c,73	Dolichopodidae	+	-	+	+	
	<u>IO Cyclorrhapha</u>					
74b	Lonchopteridae	+	-	+	+ Sch	Empodium stummel- artig
4,82	Syrphidae	+	-	(+)	+ Sch	Querriefung oft schwach entwickelt. Median eine + tie- fe und schmale Rinne mit Tricho- men bzw. schmalen Plättchen.

Abb.	Infraordo (=IO) Familie	basale Einbuchtung	ventrale Oberflächenstruktur			
			Plättchen etwa uniform	Querriefung	Mittel- zone	Besonderheiten
83b	Conopidae	+	+	-	+	Mittelzone mit Trichomen; schmal, apical breiter.
85a	Dryomyzidae		-	+	+	
87	Hippoboscidae	+	-	+	+	→ glatte Rinne! (ohne Trichome)
5c	Calliphoridae	}	-	+	+	breit
90c	Sarcophagidae					
91b	Tachinidae					

7.3.2.2. Erläuterungen zu Tab. 3

7.3.2.2.1. Allgemeines

In den Spalten von Tab. 3 werden folgende Zeichen bzw. Abkürzungen verwendet:

- + Merkmal vorhanden
- (+) Merkmal schwach entwickelt
- Merkmal nicht vorhanden

keine Eintragung: Merkmal nicht beobachtet, bzw. aus Abbildungen nicht ersichtlich.

Sch : Die Mittelzone der Streckplatte trägt nur apical (und teilweise median) Trichome, sonst aber "Schuppenplättchen", die stets in der Mitte klein sind und nach außen zu größer werden, so daß sie z.T. einen in etwa kontinuierlichen Übergang zur Querriefung bilden.

Die M i t t e l z o n e der Streckplatte ist - soweit nicht anders angegeben (Sch) - mit kurzen Trichomen besetzt. Sie wird im allgemeinen zum Ende der Streckplatte hin breiter.

In Tab. 3 entsprechen die Taxa und deren Reihenfolge wiederum (vgl. Tab. 1, 2) dem Diptera-System von HENNIG (1973).

Es sind hier nicht die untersuchten Arten, sondern deren F a m i l i e n aufgeführt, da angenommen werden kann, daß innerhalb einer Familie die verwendeten Merkmale im allgemeinen nicht übermäßig stark variieren. Jedenfalls gilt das für die untersuchten Arten.

7.3.2.2.2. Die basale Einbuchtung der Streckplatte

Wie aus Tab. 3 hervorgeht, weist die Streckplatte bei der überwiegenden Mehrzahl der Diptera eine ⁺ große Einbuchtung ihrer Basis auf, in der die Krallensehne über membranöse Kuktula inseriert. Diese Einbuchtung stellt eine Formdifferenzierung der Streckplatte dar und ist bei den allermeisten Insektenordnungen (noch*) nicht vorhanden: s. HOLWAY (1935: Abb. 1-26). Daher dürfte ihr primäres Fehlen, das wohl für Tipulomorpha, Ptychopteridae und Bibionidae anzunehmen ist, ein plesiomorphes Merkmal darstellen.

7.3.2.2.3. Die ventrale Oberflächenstruktur der Streckplatte

Die Streckplatte der Diptera besitzt ventral im allgemeinen eine ⁺ ausgedehnte und differenzierte P l ä t t c h e n - s t r u k t u r, deren Bedeutung noch ungeklärt ist und vielleicht mit ihrer Entstehung zusammenhängt. In diesem Sinne äußert sich jedenfalls HOLWAY (1935: p. 6): " Die Plättchen

('nodules') " appear to correspond with the polygonal cells of the hypodermis and these cells may be seen through the chitin with high magnification. "

Die Plättchen der Ventralfläche der Streckplatte werden wegen ihrer Ähnlichkeit mit Schuppen hier bisweilen auch als "Schuppenplättchen" oder einfach als "Schuppen" bezeichnet.

Nur eine Sorte von etwa gleich großen Plättchen zeigen die Streckplatten in Abb. 7d, 27h, 29f, 30a, 32, 33, 45-47, 55, 65. Eine solche h o m o g e n e Struktur kann aufgrund ihrer Einfachheit wohl als plesiomorphes Merkmal angesehen werden.

Demgegenüber dürfte eine h e t e r o g e n e (differenzierte) Oberflächenstruktur, die meist in einer beiderseitigen . Q u e r r i e f u n g besteht, entsprechend der zunehmenden Komplexität ein apomorphes Merkmal darstellen: s. Abb. 4, 5c, 36a, 42, 59c, 61, 72-74, 85, 87, 90c.

Eine solche Querriefung ist nichts anderes als eine [†] starke Verbreiterung einer Reihe von Plättchen zu beiden Seiten der Streckplatte. Davon läßt sich eine anders strukturierte M i t t e l z o n e unterscheiden. Deren Struktur besteht wohl primär aus Schuppenplättchen (Sch), die normalerweise zur Mitte hin kleiner bzw. schmaler werden. So ist es gut vorstellbar, daß durch weitere Verschmälerung und Spitzenbildung sich diese Plättchen allmählich zu T r i - c h o m e n entwickeln (vgl. Abb. 47b, 82). Diese Entwicklung kann so weit gehen, daß die Mittelzone überhaupt keine "Schuppen" mehr aufweist, sondern dicht mit kurzen Trichomen besetzt ist, wie bei Calliphoridae, Sarcophagidae, Tachinidae.

Zunächst jedoch bilden sich die Trichome verstärkt im medianen und insbesondere im apicalen Bereich der Streckplatte aus, da dort das ventral mit Trichomen besetzte Empodium als nahtloser Fortsatz der Streckplatte gebildet wird.

Eine homogene "Beschuppung" bedingt im allgemeinen, daß keine Mittelzone vorhanden ist, so daß + - - in den entsprechenden 3 Spalten steht. Ausnahmen davon gibt es bei Anisopodidae, Homoeodactyla und Conopidae. Bei diesen Gruppen ist jedoch die Mittelzone sehr schwach entwickelt und / oder weitgehend auf den apicalen Bereich beschränkt.

Umgekehrt hat eine Querriefung die Ausbildung einer Mittelzone zur Folge und es erscheint dann in den obigen 3 Spalten - von den erwähnten Ausnahmen abgesehen - stets die Konfiguration - + + .

7.4. Die dorsalen Oberflächenstrukturen der Pulvillen
(vgl. 4.9.2.)

In diesem Abschnitt sollen die wesentlichen Strukturen der Pulvillus-Oberseite bei den untersuchten Arten (s. Abb. 8-18, 36-91) miteinander verglichen werden. Es ist dabei versucht worden, diese vielgestaltigen Strukturen möglichst kurz und einheitlich zu beschreiben.

In den meisten Fällen sind wohl innerhalb einer Familie keine prinzipiellen Variationen dieser Strukturen zu erwarten, so daß die Verhältnisse bei den untersuchten Arten wohl weitgehend auch für die Familie insgesamt repräsentativ sind.

7.4.1. Tab. 4 : Die dorsalen Oberflächenstrukturen der Pulvillen bei den untersuchten Diptera-Arten

Abb.	<u>Familie / Art</u>	Oberflächenstruktur	Mittelzone
	<u>IO Culicomorpha</u>		
	<u>Chaoboridae</u>		
36	Chaoborus spec.	glatt	--
	<u>Chironomidae</u>		
41	Fleuria lacustris	glatt	--
	<u>IO Bibionomorpha</u>		
	<u>Bibionidae</u>		
46	Philia febrilis	feine <u>Längsrillen</u>	breit
47	Bibio marci	feine <u>Längsrillen</u> , 2 kurze Versteifungs- leisten	--

Abb.	<u>Familie</u> / Art	Oberflächenstruktur	Mittelzone
	<u>IO Homoeodactyla</u>		
	<u>Coenomyiidae</u>		
51	Coenomyia ferruginea	<u>dichter Trichombesatz</u>	kontinuierlich
	<u>Stratiomyidae</u>		
52	Stratiomya chamaeleon	<u>dichter Trichombesatz</u>	kontinuierlich
	<u>Rhagionidae</u>		
54	Rhagio scolopacea	<u>dichter Trichombesatz</u>	mittelbreit
	<u>Tabanidae</u>		
58	Tabanus bovinus	<u>dichter Trichombesatz</u>	flach, kontinuierlich
	<u>Bombyliidae</u>		
59	Bombylius major	glatt, mit lockerem Trichombesatz; 2 Versteifungsleisten	--
	<u>IO Asilomorpha</u>		
	<u>Therevidae</u>		
63	Thereva nobilata	<u>körnig; grobe Längsrillen; lockerer Trichombesatz; 2 kurze Versteifungsleisten</u>	--
	<u>Asilidae</u>		
8	Laphria flava	<u>körnig</u>	2 glatte Versteifungsleisten
66	Laphria marginata		
	<u>Empidae</u>		
12 70	Empis tesselata	feine Quer- und Längsrillen	1 breite, glatte Versteifungsleiste
	<u>Dolichopodidae</u>		
72	Dolichopus unguatus	fast glatt, 1 schmale Versteifungsleiste	--

Abb.	Familie / Art	Oberflächenstruktur	Mittelzone
	<u>IO Cyclorrhapha</u>		
	<u>Dorylaidae</u>		
75	Dorylas haemorrhoidalis	körnig	erhabener Mittelstreifen mit <u>Längsrillen</u>
	<u>Syrphidae</u>		
13	Episyrphus balteatus	körnig	<u>breit</u> ; median und lateral mit Rillen
18	Meliscaeva cinctella		
17	Pipiza quadrimaculata		
77	Xylota segnis		
78	Xylota sylvarum		
	<u>Eristalinae:</u>		
15	Eristalis tenax	divergierende Längsrillen; Trichome	--
80	Eristalis pertinax		
14	Myathropa florea		
	<u>Conopidae</u>		
83	Sicus ferrugineus	<u>Längsrillen</u> ; lockerer Trichombesatz; median wenige erhabene Längsrillen (Versteifungsleisten ?)	--
	<u>Dryomyzidae</u>		
85	Neuroctena anilis	feine Querrillen	1 breite Versteifungsleiste (median glatt, lateral feine Querrillen)
	<u>Hippoboscidae</u>		
87	Crataerhina pallida	körnig; <u>Längsrillen</u>	sehr flach, kontinuierlich
	<u>Muscidae</u>		
88	Mesembrina mustacea	feine <u>Längsrillen</u>	sehr breit
	<u>Calliphoridae</u>		
25	Calliphora vicina	sehr feine <u>Längsrillen</u>	sehr breit, flach
89			
	<u>Sarcophagidae</u>		
90	Sarcophaga carnaria	extrem feine <u>Längsrillen</u> ; 1 kurze, schmale Versteifungsleiste	--
	<u>Tachinidae</u>		
91	Nowickia ferox	sehr feine <u>Längsrillen</u>	--

7.4.2. Erläuterungen zu Tab. 4

In Tab. 4 entsprechen die Taxa und deren Reihenfolge dem System von HENNIG (1973). Zwischen den Infraordnungen (IO) ist ein doppelter, zwischen den Sectionen ein einfacher Trennstrich gezogen.

Stark ausgeprägte Merkmale sind durch Unterstreichungen hervorgehoben. -

Bei "dichtem Trichombesatz" ist die Pulvillus-Oberfläche dicht mit meist (sehr) kurzen Trichomen besetzt und bildet bisweilen einen Übergang zu körniger Oberfläche. Lockerer Trichombesatz findet sich meistens hauptsächlich im Bereich der kutikularen Versteifungsleisten oder deren imaginärer Verlängerung.

Die oft ausgeprägte Mittelzone des Pulvillus ist basal ⁺ erhaben und wird nach distal hin allmählich flacher. Sie enthält meist sklerotisierte Elemente und weist vielfach eine andere Strukturierung auf als die lateralen Randbereiche. Sie wird als "kontinuierlich" bezeichnet, wenn sie gegenüber diesen Randzonen kaum abgesetzt erscheint, sondern einen kontinuierlichen Übergang dazu bildet. Im Extremfall ist überhaupt keine Mittelzone (mehr) zu unterscheiden (--).

Wenn die sklerotisierten Versteifungsleisten (VL), die ja stets in der Mitte des Pulvillus liegen, eng nebeneinander verlaufen und so quasi selbst eine Mittelzone bilden, so sind sie in der Spalte "Mittelzone" eingetragen. Das gilt analog auch für eine mediane Versteifungsleiste.

Wenn die Mittelzone bzw. die Versteifungsleisten anders strukturiert sind als die beiden lateralen Randzonen, so steht in der Spalte eine entsprechende Angabe.

Die Oberflächenstrukturen und insbesondere die sklerotisierten Versteifungsleisten der Pulvillen sind im allgemeinen umso ausgeprägter je größer die Pulvillen sind und erlangen somit offenbar erst bei Bibionidae und Brachycera größere Bedeutung. Sehr kleine Pulvillen weisen dorsal meistens kaum eine Strukturierung auf, d.h. ihre Oberseite ist glatt (s. Abb. 36, 41).

Es kommen prinzipiell 3 verschiedenartig differenzierte Oberflächenstrukturen vor: Trichom besatz, körnige Oberfläche, Rillen.

Die Trichome sind meist $\pm$ kurz. Werden sie zunehmend kürzer und stumpfer, so kann sich ein kontinuierlicher Übergang zu körniger Struktur ergeben.

Die $\pm$ feinen Rillen verlaufen meist $\pm$ eng parallel nebeneinander; bisweilen divergieren sie auch, besonders im peripheren Bereich des Pulvillus. Sie verlaufen sehr häufig etwa in Längsrichtung des Pulvillus (Längsrillen), seltener in $\pm$ schräger Querrichtung (Querrillen). Es handelt sich in der Regel um gerade und voneinander getrennt verlaufende Rillen; selten sind sie undulierend oder miteinander vernetzt.

Die Pulvillus-Oberseite ist homogen strukturiert, wenn sie nur eine $\pm$ einheitliche Strukturierung aufweist: s. Abb. 46, 47, 51-58, 83, 87-91. Eine typische heterogene Oberflächenstruktur hingegen zeigen z.B. Abb. 59, 63, 75, 77, 78. Hier sind zumindest 2 verschiedene Strukturierungen beteiligt (z.B. Trichome und Rillen) und $\pm$ ungleichmäßig auf der Oberfläche verteilt.

Aus Tab. 4 ist ersichtlich, daß die großen Gruppen der Diptera (z.B. Infraordnungen) unterschiedliche Oberflächenstrukturen der Pulvillen entwickelt haben.

Sehr einheitlich verhalten sich diesbezüglich die *H o m o e o d a c t y l a* (exclusive Bombyliidae), bei denen die Pulvillen dorsal ⁺ dicht mit Trichomen besetzt sind (homogene Strukturierung). Die dorsalen Sklerotisierungselemente sind nicht als Versteifungsleisten ausgebildet, sondern in Form zahlreicher kleiner Schollen angeordnet.

Die ganz andere, heterogene Strukturierung und insbesondere die 2 Versteifungsleisten bei den *B o m b y l i i d a e* sind Indizien dafür, daß diese Familie wohl nicht zu den Homoeodactyla, sondern zu den *A s i l o m o r p h a* zu stellen ist (s. p. 234).

Diese 2 Versteifungsleisten des Pulvillus sind wahrscheinlich ein synapomorphes Merkmal der Bombyliidae und der Section Asiliformia (Therevidae + Asilidae + 3 Familien). Demgegenüber besitzen die Empidiformia (Empidae + Dolichopodidae) nur eine einzige mediane Versteifungsleiste.

Unter den *C y c l o r r h a p h a* zeigen die Pulvillen der Superfamilie Syrphoidea (Dorylaidae + Syrphidae) in der Regel eine sehr heterogene Oberflächenstruktur (körnig, mit Rillen, z.T. mit Trichomen) mit meist stark ausgeprägter Mittelzone. Diese fehlt allerdings bei der Subfamilie Eristalinae.

Bei allen im System folgenden Cyclorrhapha (Section Schizophora, ab Abb. 83) dominieren Rillenstrukturen. Diese zeigen

bei den Calyptratae (ab Hippoboscidae, Abb. 87-91) offenbar die Tendenz, mit zunehmender Höherentwicklung immer feiner und zahlreicher zu werden, wobei die Mittelzone des Pulvillus zunehmend flacher wird bis sie schließlich ganz verschwindet. Diese Entwicklung geht wohl Hand in Hand mit der Bildung zunehmend größerer und flacherer Pulvillen.

7.5. Vergleich der Empodien der heterodactylen Brachycera

(vgl. 7.7.4.)

In Tab. 5 sollen Größe, Trichombesatz und andere Eigenschaften der Empodien bei den untersuchten Arten der heterodactylen Brachycera (Fliegen) miteinander verglichen werden (s. Abb. 59-91).

Dabei kann man im allgemeinen wohl davon ausgehen, daß die bei den untersuchten Arten gefundene Ausbildung des Empodiums auch bei der Mehrzahl der Arten der betreffenden Familie vorliegt. Das zeigen auch die Eintragungen in Tab. 5, soweit es sich nicht um spezielle Anpassungen handelt, wie z.B. bei Leptogaster (s. Abb. 69) oder manchen Empidae (s. Abb. 71).

7.5.1. Tab. 5 : Ausbildung des Empodiums
bei den untersuchten Brachycera-Arten

Abb.	<u>Familie / Art</u>	Eigenschaften des Empodiums			
		Länge (zu P)	Breite (zu U)	Trichome	sonstige Eigenschaften
	<u>IO Homoeodactyla</u>				
	<u>Bombyliidae</u>				
59	Bombylius major	1/2	1/3	++	flach
60	Villa circumdata	st.		++	sehr kurz
61	Villa spec.	st.	1/3	++	
62	Cytherea holosericea	st.		++	
	<u>IO Asilomorpha</u>				
	<u>Therevidae</u>				
63	Thereva nobilata	st.		+	extrem kurz
64	Psilocephala eximia	st.	1/4	+	
	<u>Scenopinidae</u>				
M119	Scenopinus fenestralis	st.		+	sehr kurz
	<u>Asilidae</u>				
6	Laphria flava	1	sf.	++	schwertförmig; Trichome sehr kurz
65					
67	Mallophora scopifer	1	sf.		
68	Diogmites umbrinus	1	sf.		
69c	Leptogaster cylindrica	0	--	--	"Empodium" bis auf eine kleine Vorwölbung der Streckplatte reduziert*.
	<u>Empidae</u>				
70	Empis tessellata	2/5	2/5	+++	buschig
M121	Bicellaria spuria	4/5	sf.	+	
71	Atalanta wesmaeli	2	3/5	+++	ähnlich Medio- lobus
	<u>Dolichopodidae</u>				
72	Dolichopus unguilatus	1	1/2	+++	extrem lange Trichome
73	Medetera spec.	1	2/5	+++	

Abb.	Familie / Art	Eigenschaften des Empodiums			
		Länge (zu P)	Breite (zu U)	Trichome	sonstige Eigenschaften
	<u>IO Cyclorrhapha</u>				
	<u>Lonchopteridae</u>				
74	Lonchoptera fallax	st.		++	extrem kurz
	<u>Platypezidae</u>				
M124	Platypeza fasciata	st.			
	<u>Phoridae</u>				
M126	Phora spec.	1	sf.		
	<u>Dorylaidae</u>				
75	Dorylas haemorrhoidalis	1	sf.	+	sehr dünn; Trichome nur basal
	<u>Syrphidae</u>				
76	Merodon constans	3/4	sf.	++	
79	Sphaerophoria scripta	2/5	sf.	++	
82	Volucella zonaria	4/5	sf.	++	
4	Eristalis tenax	3/4	sf.	++	
	<u>Conopidae</u>				
83	Sicus ferrugineus	1	sf.	+	sehr dünn
	<u>Ulidiidae</u>				
84	Physiphora demandata	2/3	sf.	++	
	<u>Dryomyzidae</u>				
85	Neuroctena anilis	4/5	sf.	+	
	<u>Ephydridae</u>				
M131	Scatella stagnalis	3/2	sf.	++	
86	Teichomyza fusca	1	sf.	++	
	<u>Hippoboscidae</u>				
87	Crataerhina pallida	1	sf.	+++	dick; basal glatt !
	<u>Muscidae</u>				
88	Mesembrina mustacea	4/5	sf.	+++	buschig
	<u>Calliphoridae</u>				
89	Calliphora vicina	4/5	sf.	+	sehr dünn; Trichome nur basal
	<u>Sarcophagidae</u>				
90	Sarcophaga carnaria	6/5	sf.	+	extrem dünn; Trichome nur basal
	<u>Tachinidae</u>				
91	Nowickia ferox	1	sf.	+	extrem dünn; Trichome nur basal

7.5.2. Erläuterungen zu Tab. 5

In dieser Tabelle entsprechen die Taxa und deren Reihenfolge dem System von HENNIG (1973). Zwischen den Infraordnungen (IO) ist ein doppelter, zwischen den Sectionen ein einfacher Trennstrich gezogen.

Die Bombyliidae, die von HENNIG (1973) noch zu den Homoeodactyla gestellt werden, sind nach der Ausbildung ihres Praetarsus (Empodium statt Mediolobus) eher zu den Asilomorpha zu rechnen (s. p. 233, 234) .

7.5.2.1. A b k ü r z u n g e n

- + Trichome vorhanden
- ++ dichter Trichombesatz
- +++ sehr langer, dichter Trichombesatz
- IO Infraordo
- sf. typisch setiformes Empodium, d.h. das Empodium ist (sehr) schmal (Breite ca. $1/5 - 1/10$ der Breite der Streckplatte)
- st. stummelartiges Empodium, d.h. das Empodium ist $\frac{+}{-}$ kurz bis sehr kurz
- P Pulvillus
- U Streckplatte

Bei fehlender Eintragung ist das entsprechende Merkmal aus den Abbildungen nicht ersichtlich (bzw. ohne Bedeutung).

7.5.2.2. Länge des Empodiums

Die Länge des Empodiums ist in Tab. 5 relativ zur Länge der Pulvillen (P) in Bruchteilen angegeben.

Zwischen diesen beiden Größen besteht offenbar eine Korrelation, die wohl auf die Auflage-Funktion des Empodiums zurückzuführen ist (s. 4.7.3.1.): Je länger die Pulvillen

sind, desto länger ist im allgemeinen das Empodium. Bei den meisten Arten hat es etwa dieselbe Länge wie die Pulvillen. Es überragt die Pulvillen in der Regel nicht oder nur wenig. Umgekehrt gibt es jedoch durchaus Fälle, bei denen die Pulvillen das Empodium $\frac{+}{-}$ weit überragen (vgl. 7.7.4. !). Diese beiden Befunde sind wohl folgendermaßen zu deuten: Solange wohlentwickelte Pulvillen vorhanden sind, hat das Empodium eine Funktion, die allerdings offenbar nicht unbedingt nötig ist oder aber von anderen praetarsalen oder tarsalen Teilen übernommen werden kann. Bei schwach entwickelten Pulvillen hat wohl auch das Empodium im allgemeinen keine funktionelle Bedeutung (mehr).

Tab. 5 zeigt eine phylogenetisch interessante Gemeinsamkeit bei Asilomorpha und Cyclorrhapha: Bei den Basisgruppen beider Infraordnungen ist das Empodium sehr schwach entwickelt (stummelartig = st.) und wahrscheinlich als Oriment zu interpretieren: s. 7.7.4. .

7.5.2.3. Breite des Empodiums

Die Breite des Empodiums ist etwa in dessen Mitte gemessen und in Bruchteilen der Breite der Streckplatte (U) angegeben.

Das Empodium erscheint vor allem dann relativ breit, wenn es lange Trichome trägt (buschiges Aussehen). Aber bei den meisten Familien ist der Trichombesatz nicht besonders lang, und das Empodium ist $\frac{+}{-}$ schmal und s e t i f o r m (sf.).

Das Empodium erscheint bei Bombyliidae, Therevidae und Empis als unveränderter, weil f l a c h e r Fortsatz der

Streckplatte, während es bei Asilidae im allgemeinen viel stärker und kompakter entwickelt ist; es ist hier etwas in vertikaler Richtung ausgedehnt und lateral abgeflacht, so daß es sichel- oder schwertförmig aussieht (s. Abb. 6). Bei den meisten Cyclorrhapha ist das Empodium im Querschnitt wohl $\pm$ rundlich oder oval, also typisch setiform. Diesbezüglich wären jedoch noch entsprechende Untersuchungen erforderlich.

7.5.2.4. Trichome des Empodiums

Tab. 5 zeigt, daß die Empodien stets - zumindest an ihrer äußersten Basis - Trichome tragen. Man kann daher wohl davon ausgehen, daß der Trichombesatz des Empodiums primär vorhanden ist und dort, wo er fehlt, reduziert ist (s. Abb. 89-91). Er ist meist dicht (++) und bei der Mehrzahl der Arten ziemlich kurz. Die Trichome können aber entsprechend ihrer Funktion innerhalb der verschiedensten Diptera-Gruppen beachtliche Länge erreichen (s. z.B. Abb. 72).

Die Empodien sind hauptsächlich v e n t r a l mit Trichomen besetzt. Das läßt darauf schließen, daß das Empodium in bestimmten Stellungen des Praetarsus Kontakt zur Unterlage hat. Denn Trichome bilden - ebenso wie die ventralen Borsten des Tarsus (s.4.2.2.) - ein elastisches Polster und bieten damit einen wirksamen mechanischen Schutz.

7.6. Evolution der Haftlappen der Diptera

vgl. auch DE MEIJERE (1901: p. 446 ff.)

7.6.1. Primärer Grundtypus des Praetarsus der Diptera

Als Urform des Praetarsus der Diptera ist wahrscheinlich ein Praetarsus anzusehen, wie er innerhalb dieser Ordnung nur noch bei den Tipulomorpha erhalten geblieben* ist. Er besteht aus 1 Streckplatte, 1 Paar Krallen, 1 Arolium und 1 Paar Basungualskleriten. Diese Ausbildungsform des Praetarsus findet sich bei vielen Insektenordnungen (z.B. Mecoptera, Lepidoptera, Trichoptera, Hymenoptera: s. HOLWAY 1935: Abb. 1-26). (s. Abb. 92a).

Sehr wahrscheinlich sind die Arolien - zumindest bei den meisten Ordnungen - zueinander homolog (s. CRAMPTON 1942: p. 65, HOLWAY 1935: p. 19 !). Das gilt insbesondere für alle Arolien, die ein basales Camerasklerit und/oder eine dorsale Mittelfurche als gemeinsame wohl apomorphe Merkmale aufweisen.

In diesem Sinne äußert sich auch HOLWAY (1935: p. 17):
 " The arolium of *Tabanus* is simple and lacks the supporting sclerite, or Camera. For this reason there may be some question as to its strict homology with the arolium of Mecoptera, etc. "

Ein solcher Praetarsus mit einem Arolium ist offenbar - zunächst weitgehend unverändert - in den Bauplan der Diptera übernommen worden und stellt nicht etwa eine Autapomorphie der am stärksten plesiomorphen Gruppe (Tipulomorpha) dar (vgl. HASENFUSS 1963: p.255); er kann daher für Diptera wohl als primär (plesiomorph) betrachtet werden.

Darauf weist auch HENNIG (1973: p. 198) hin:

" Es scheint, daß ein Arolium aus dem Grundplan der Mecopteroidea in den der Dipteren übernommen worden, hier aber nur bei den Tipulomorpha erhalten geblieben ist. "

Die gleiche Auffassung vertritt bereits DE MEIJERE (1901: p. 446), der das Arolium als Empodium bezeichnet:

" Zunächst ist als primitiver Zustand das kissenförmige, unterseits unbehaarte Empodium der Tipuliden zu betrachten. Diese Familie, wenngleich in verschiedener Hinsicht specialisirt, hat daneben so viel Primitives, ... daß mir die Übereinstimmung des Empodiums mit dem der verwandten Lepidopteren und Trichopteren wohl auf gemeinsamen Ursprung zurückführbar erscheint. Gerade in dieser Familie haben ja auch die Nebenlappchen, soviel bekannt, nie eine bedeutende Entwicklung erreicht. "

Von einem Praetarsus mit 1 Arolium ausgehend, könnte die weitere Entwicklung etwa wie folgt (7.6.2. - 7.6.4.) abgelaufen sein (vgl. Tab. 2 und Abb. 92):

7.6.2. Entwicklung eines Mediolorbus anstelle des Aroliums (bei Psychodomorpha, Bibionomorpha und Homoeodactyla)

Die sich distal an die Streckplatte anschließende membranöse Kutikula (Strecksohle) ist auf ihrer ventralen Oberfläche mit kurzen Trichomen besetzt. Diese können wohl als die Vorläufer der ventralen Hafttrichome betrachtet werden. Denn die Membran der Strecksohle hat sich wahrscheinlich im Laufe der Evolution zunehmend weiter in distaler Richtung ausgedehnt, so daß schließlich ein Mediolorbus entstehen konnte, der auf der Unterseite einen dichten Trichombesatz aufweist.

Die zunächst einfachen und kurzen *T r i c h o m e* bildeten Endverbreiterungen aus und wurden nach entsprechender Verlängerung zu Hafttrichomen. Der Selektionsvorteil besteht dabei darin, daß der Haftlappen flexibler wird und seine Hafttrichome in kleinste Unebenheiten der Unterlage eindringen können (s. 4.9.1.).

Als Ausgangszustand für diese Entwicklung des Mediolobus kommt prinzipiell ein Praetarsus *o h n e* oder *m i t* Arolium in Betracht.

7.6.2.1. Entwicklung des Mediolobus an einem Praetarsus o h n e Arolium

Da das Arolium zum Grundplan des Praetarsus der Diptera gerechnet werden kann (s. 7.6.1.), muß es hier im Laufe der Evolution zunächst reduziert worden sein. Eine solche Reduktion konnte bei Formen auftreten, bei denen wegen ihrer Kleinheit (s. 7.1.3.1.)[⊕] und/oder aufgrund ökologischer Bedingungen (s. 7.1.3.2.) eine Haftung auf glatter Fläche nicht mehr wichtig bzw. notwendig war. Solche Arten ohne Haftlappen wären demnach als Ahnenformen für Diptera mit einem Mediolobus anzusehen.

Diese Hypothese entspricht dem Dolloschen Gesetz (s. REMANE 1956: p. 259 ff.), nach dem eine Neubildung (Mediolobus) nicht mehr die gleiche Struktur aufweist wie das analoge, vorher reduzierte Organ (Arolium).

[⊕] Kleine Arten sind an der Basis der Diptera (Nematocera!) viel eher zu erwarten als bei Brachycera (vgl. p. 362).

7.6.2.2. Entwicklung des Mediolobus an einem Praetarsus
m i t Arolium

Bei Annahme dieser Entwicklung wird sich die vor der Basis des Aroliums gelegene, mit kurzen Trichomen besetzte Membran-Oberfläche (Strecksohle) im Laufe der Evolution weiter nach distal auf die Ventralfläche des Aroliums ausgedehnt haben, unter gleichzeitiger Reduktion des Aroliums (vom Ende her). Das hat den Vorteil, daß immer ein für glatte Flächen dienlicher Haftlappen vorhanden ist.

Um zu überprüfen, ob der Mediolobus sich in dieser Weise entwickelt hat, wäre eine Suche nach entsprechenden Z w i - s c h e n s t u f e n nötig. Diese müßten etwa so aussehen, daß die Ventralfläche des mittleren Haftlappens basal schon teilweise mit Trichomen besetzt und nur noch ein apicaler Teil glatt ist. Solche Zwischenstufen konnten bei den relativ wenigen untersuchten Arten (mit nur einem Haftlappen) nicht gefunden werden. Hier wäre eine spezielle Untersuchung bei Tipulomorpha und Psychodomorpha angezeigt.

DE MEIJERE (1901: p. 435, 436, 447) sah die Ptychopteri- dae als eine derartige Zwischenstufe an, indem er die membranöse Kutikula zwischen den Krallenbasen als rudimentäres Arolium interpretierte (s. Abb. M71+72 und p. 193). Diese Auffassung kann jedoch wohl nicht als realistisch angesehen werden; denn die etwas stärker entwickelte Membran zwischen den Krallenbasen läßt sich sehr wahrscheinlich nicht mit einem Arolium homologisieren (s. Abb. 33, M71).

7.6.2.3. Diskussion der beiden möglichen Entwicklungen
des Mediulobus

Die Entwicklung m i t Arolium kann wohl - abgesehen davon, daß keine Zwischenstufen gefunden wurden (s. o.) - aus folgenden Erwägungen heraus als weniger wahrscheinlich betrachtet werden:

Da hier kein Funktionswechsel, sondern nur eine Verbesserung der ventralen Haftfläche des Haftlappens vorliegt, erscheint es relativ unwahrscheinlich, daß eine derartige Verbesserung überhaupt nötig war, nachdem sich ja das Arolium als Haftorgan gut bewährt hatte.

Außerdem gibt es keine Mediuloben in anderen Insektenordnungen mit Arolien. Solche Parallelfälle wären nämlich bei einer Entwicklung mit Arolium wohl eher zu erwarten als bei einer Entwicklung ohne Arolium.

(HASENFUSS: Mündl. Mitt. 1983).

Bei beiden Arten der Entwicklung (7.6.2.1.+2.) wird von einer Reduktion des Aroliums und einer Neubildung des Mediulobus ausgegangen. Daher kann das Arolium (als Ganzes) nicht mit dem Mediulobus homologisiert werden.

Diese Auffassung wird im Prinzip auch weitgehend in der L i t e r a t u r vertreten und kommt darin zum Ausdruck, daß im allgemeinen das Arolium (der Tipulomorpha) von einem "Empodium" (= Mediulobus + Empodium) begrifflich unterschieden wird.

In diesem Punkt trifft auch DE MEIJERE (1901: p. 446) eine ganz klare Entscheidung:

" Von den früher als Empodium zusammengefaßten Gebilden ist aber das der Tipuliden den übrigen scharf gegenüberzustellen. "

Nur CRAMPTON (1942: p. 66) betrachtet den Mediolobus der Tabanidae als ein Arolium, mit der Begründung: " it extends dorsally to the unguifer " .

Diese Auffassung hat HOLWAY (1935: p. 16) offenbar übernommen, wenn er über den Mediolobus der Tabanidae Folgendes schreibt:

" This is the structure erroneously referred to as a pulvilliform empodium; it is really an arolium. (Crampton 1923)."

7.6.3. Entwicklung von 2 Pulvillen aus den 2 Basungualskleriten (bei Culicomorpha, Bibionomorpha und Brachycera)

Da die beiden Basungualsklerite in membranöse Kutikula eingebettet sind, ist es - entsprechend der postulierten Entstehung des Mediolobus - leicht vorstellbar, daß sich die ventral Mikrotrichien tragende Membran (vgl. HOLWAY 1935: p. 4) distal an das Basungualsklerit ansetzte und so schließlich den Haftpulvillus (s. p. 67) bildete. Dabei stellt das Pulvillus-Sklerit ein (etwas) differenziertes Basungualsklerit dar. Diese Auffassung wird allgemein in der Literatur (z.B. HOLWAY 1935: p. 19) vertreten; es wird dort sogar für diese beiden Sklerite nur eine Bezeichnung verwendet (vgl. 4.10.1.). Die Homologie von Basungualsklerit und Pulvillus-Sklerit ist vor allem auch deshalb zu postulieren, weil bei

Diptera mit Pulvillen (und damit Pulvillus-Skleriten) niemals zusätzlich Basungualsklerite gefunden werden konnten.

HOLWAY (1935: p. 5, 6) schreibt über die Entstehung der Pulvillen Folgendes (Unterstreichung hinzugefügt):

" Membranous areas are found beneath the claws in most orders but it is impossible to consider them as homologous with the pulvilli. In this paper they are termed flexor membranes. Crampton (1923) suggests two possible derivations for the pulvilli: either they arose as portions of a devided arolium (see condition in Hymenoptera ..., Plecoptera ...) or they are detached membranous areas from the under side of the claws (see condition in some Ephemeroptera ..., Homoptera and Hemiptera ...) " .

In Übereinstimmung mit HOLWAY läßt sich sagen, daß die Pulvillen - zumindest bei Diptera - niemals aus den ventral an den Krallen inserierenden Membranen hervorgegangen sein können; denn diese Membranen werden ja zur Bewegung der Krallen unbedingt gebraucht und sind auch stets vorhanden, solange die Krallen nicht reduziert wurden.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Homoptera: Hier haben sich die Pulvillen - entsprechend der Angabe von CRAMPTON (1923) - wohl aus solchen Membranen entwickelt. Solche Pulvillen sind dann nicht homolog zu den Pulvillen der Diptera, sondern unabhängig davon entwickelt worden. ⊕

Die andere von CRAMPTON vorgeschlagene Möglichkeit der Entstehung der Pulvillen durch Teilung des Aroliums muß - bei Diptera zumindest - als sehr unwahrscheinlich betrachtet werden.

Eine Entwicklung von Pulvillen diene mit Sicherheit zu einer Vergrößerung der Haftfläche, um eine ausreichende Haftung auf der Unterlage bei Zunahme des Körpergewichts der Diptera zu ermöglichen. Ein zusätzlicher Selektionsvorteil

⊕ Sie werden daher in der neueren Literatur in adäquater Weise als "Pseudopulvilli" bezeichnet.

besteht darin, daß die Pulvillen beweglicher sind als ein mittlerer Haftlappen, so daß eine noch flexiblere Haftung möglich wird.

Z w i s c h e n s t u f e n der Pulvillen-Entwicklung finden sich reichlich bei den Bibionomorpha, soweit es sich dabei nicht (teilweise ?) bereits wieder um Rudimente von Pulvillen handelt. Die Klärung dieser Frage muß künftigen spezielleren Untersuchungen vorbehalten bleiben. (s. 7.7.3.).

Es ist gut denkbar, daß innerhalb der Bibionomorpha große Formen die Pulvillen voll entwickelt haben, daß bei kleinen Formen aber diese Entwicklung noch unterblieben ist. Die gleiche Argumentation paßt jedoch auch für die Reduktion der Pulvillen. Diese ist wohl dann wahrscheinlicher, wenn große Formen als ursprüngliche Stammformen gelten dürfen.

7.6.4. Reduktion des Mediolobus und Entwicklung des Empodiums (bei Culicomorpha und Brachycera)

In der Evolution konnte (im allgemeinen) erst nach der Entwicklung funktionstüchtiger Pulvillen der Mediolobus reduziert werden (vgl. DE MEIJERE 1901: p. 447); denn für Diptera ist normalerweise eine Haftung auf glatter Unterlage von entscheidender Bedeutung, so daß entsprechende Hafteinrichtungen unentbehrlich sind. Infolgedessen ist sehr wahrscheinlich ein Praetarsus mit 3 Haftlappen ursprünglicher als ein Praetarsus mit 2 Pulvillen und 1 Empodium.

Auch die Tatsache, daß der Mediolobus in der phylogenetischen Entwicklung der Diptera das Arolium als Haftorgan ersetzt hat und schon bei den Psychodomorpha auf der Unterseite Hafttrichome besitzt, wie sie (später) auch auf den Pulvillen

auftreten, spricht wohl dafür, daß ein *Mediolobus* ursprünglich, ein *Empodium* abgeleitet ist. (HENNIG 1973: p. 199).

Für eine Reduktion des *Mediolobus* sind vor allem folgende Selektionsvorteile denkbar:

- Ausdehnung der ventralen Haftfläche der Pulvillen, die beweglicher als ein *Mediolobus* sind.
- In der Mitte zwischen den Pulvillen ist Platz für die Entwicklung eines neuen Anhangs, der andere Funktionen (s.4.7.3.) übernehmen kann: Das *Empodium*.

Nun wird in der Literatur (z.B. DE MEIJERE 1901: p. 442, 446, 447) allgemein angenommen, daß sich der *Mediolobus* nicht rückgebildet, sondern zum *Empodium* umgewandelt hat. So werden beide Anhänge als zueinander homolog betrachtet und mit derselben Bezeichnung ("*Empodium*") benannt. Diese Auffassung kann hier zwar nicht (unbedingt) widerlegt werden, erscheint aber aus folgenden Erwägungen nicht besonders wahrscheinlich:

Das *Empodium* hat sich - entsprechend seiner Lage und Struktur - wohl als direkter Endfortsatz (Auswuchs) der Streckplatte entwickelt (s. Abb. 59d, 61, 64, 74b). Es dürfte zunächst klein und stummelartig gewesen sein und sich dann entsprechend verlängert und verschiedenartig ausgebildet haben. So ist es z.B. bei einigen Fliegenfamilien sehr schwach entwickelt, die am Ursprung der Asilomorpha bzw. Cyclorrhapha stehen: Therevidae (und z.T. Bombyliidae?) bzw. Lonchopteridae. Wahrscheinlich ist das *Empodium* hier nämlich als Oriment, nicht als Rudiment zu interpretieren. (vgl. 7.5.2.2. + 7.7.4.).

Eine solche Entwicklung des Empodiums erscheint einfacher als eine Umgestaltung eines bereits ziemlich differenzierten Mediolobus. Dieser trägt z.B. ventral geknöpfte Hafttrichome, während bei den Empodien im definierten Sinne solche in keinem Fall gefunden werden konnten. Wäre das Empodium ein Rudiment eines Haftlappens, so wäre zu erwarten, daß es irgendwelche Empodien gäbe, die kleinen Haftlappen ähnlicher sind: Membranöse Gebilde, die nicht sklerotisiert sind wie die Streckplatte und vielleicht nicht so kontinuierlich aus dieser entspringen. Außerdem konnten keine Empodien gefunden werden, bei denen noch etwas vom dorsalen Bereich des reduzierten Haftlappens erhalten geblieben ist.

Eine Schwäche dieser Hypothese von der Reduktion des Mediolobus und der nachfolgenden Entwicklung des Empodiums ist, daß die Haftlappen-Reduktion - bisher zumindest - nicht durch Zwischenstufen belegt werden kann; denn in der Literatur (s. Tab. 2 : HL-Formel nie 1+2) sowie bei den untersuchten Arten (s. Abb. 36-74) konnten keine Praetarsen gefunden werden, die zwischen 2 normal entwickelten Pulvillen 1 kleinen Mediolobus besitzen.

Die in der Literatur oft als rudimentäre Haftlappen betrachteten medianen Anhänge mancher Brachycera sind nämlich eher als kurze Empodien mit dichtem Trichombesatz anzusehen (s. Abb. 59, 70).

Das Empodium kann ja ganz verschieden gestaltet sein; seine Länge und Breite sowie sein Trichombesatz kann in gewissen Grenzen variieren (s. 7.5.). Im Extremfall kann es wohl auch einem Mediolobus ähnlich sehen (s. Abb. 71; hier liegt allerdings eine spezielle Anpassung vor).

In diesem Zusammenhang sei CRAMPTON (1942: p. 66) zitiert:

" the setiform empodium may become markedly widened basally; and such types of empodium ... represent intermediate stages between the pulvilliform and true setiform types of empodium. "

Durch basale Verbreiterung des (setiformen) Empodiums kann zwar Ähnlichkeit mit einem Mediolobus erreicht werden, aber es ergibt sich dadurch nur ein scheinbares Zwischenstadium, eine äußere Ähnlichkeit zum Mediolobus (s. Abb. 71). Von der Entstehung her liegt ein Empodium vor. Daß aber aus einem Empodium der Mediolobus der Homoeodactyla entstanden ist, erscheint sehr unwahrscheinlich.

Damit können die Fragen aus dem folgenden Text von HENNIG (1973: p. 200) in etwa wie folgt beantwortet werden:

" Im Hinblick auf die Bedeutung, die der Ausbildungsform des Empodiums in der Systematik der Brachycera beigemessen wird, wäre es wichtig die Frage zu untersuchen, ob ein lappenförmiges Empodium möglicherweise auch aus einem borstenförmigen entstehen kann, oder ob es dort, wo es auftritt (bei den Homoeodactyla, einigen Empididae, Hydrophorus unter den Dolichopodidae, Cyrtosia unter den Bombyliidae), immer als relativ plesiomorphes Merkmal zu deuten ist. "

Ein Endfortsatz der Streckplatte (Empodium) kann so breit angelegt werden und entsprechenden ventralen Trichombesatz erwerben, daß er "sekundär" einem Mediolobus ähnlich wird (vgl. Abb. 59, 61, 71). Das ist wohl bei einigen Empidae, Hydrophorus und Cyrtosia der Fall; man könnte hier von einem "loboformen Empodium" oder einem "sekundären Mediolobus" sprechen. Davon ist jedoch der "primäre" Mediolobus der Homoeodactyla zu unterscheiden. Dieser stellt also ein plesiomorphes Merkmal dar, während jenes "loboforme Empodium" als apomorph zu bezeichnen ist.

Wenn die Hypothese von der Reduktion des Mediolobus richtig ist, wäre vielleicht auch die Existenz von Praetarsen zu erwarten, die außer einem Empodium noch einen rudimentären Mediolobus aufweisen. Daß ein solcher Zustand nicht zu finden ist bzw. nicht gefunden werden konnte, liegt aber wohl einfach daran, daß sich ein Empodium erst dann entwickeln wird, wenn der Platz zwischen den Pulvillen frei, der Mediolobus also völlig reduziert ist. Selbst wenn der Mediolobus nur klein ist, wäre bei seiner Haftung auf der Unterlage ein ventral davon gelegener Fortsatz der Streckplatte sehr hinderlich.

Es wäre jedoch gut vorstellbar, daß ein mittlerer Teil der Ventralfläche des Mediolobus und dessen kontinuierlicher membranöser Verbindung zur Streckplatte mit der Zeit stärker sklerotisiert wird, während der gesamte übrige Teil des Mediolobus reduziert wird. Hierbei wäre also ein ventraler Teil des Mediolobus und dessen verbindender Membran mit dem Empodium zu homologisieren. Das wäre ein sinnvoller und vielleicht realistischer Kompromiß zwischen den 2 extremen Hypothesen von der totalen Reduktion und der Umwandlung des Mediolobus.

Wie aus dem folgenden Zitat von CRAMPTON (1942: p. 66) zu entnehmen ist, vertritt dieser Autor offenbar die Auffassung einer Parallelentwicklung von Mediolobus und Empodium aus einer ventralen Sohlenregion des Aroliums :

" the arolium ... is a median sac-like outpouching of the acropod (pretarsus) which includes a dorsal region, typically

membranous (although it may contain sclerotized areas), and a ventral plantar area, from which an empodium of the pulvilliform or setiform type may develop " .

Wenn diese Auffassung richtig ist, müssen sich vor der Entwicklung des setiformen Empodiums (anstelle des Aroliums) bereits Pulvillen entwickelt haben; denn sonst wäre das Empodium der einzige praetarsale Anhang und der Praetarsus könnte nicht auf glatter Unterlage haften. Das würde bedeuten, daß der Praetarsus zunächst neben dem Arolium 2 Pulvillen besitzen müßte. Ein solcher Praetarsus ist als primärer Grundtyp gut vorstellbar, konnte allerdings bei den untersuchten Diptera nicht gefunden werden. Dennoch erscheint diese Auffassung durchaus vertretbar. Denn es ist denkbar, daß erst die Entwicklung von Pulvillen eine Reduktion des Aroliums zur Folge hatte. Während dieser Reduktion konnte sich dann median ein Mediolobus oder aber ein Empodium entwickeln.

Es ist also noch nicht geklärt, ob sich in der Evolution des Praetarsus der Diptera der Mediolobus vor der Entwicklung der Pulvillen entwickelt hat, wie es im Abschnitt 7.6. allgemein angenommen wird.

HOLWAY (1935: p. 5, 18) postuliert, daß das Empodium (möglicherweise) ein stark modifiziertes *Plantasklerit* sei (s. Abb. 27), wobei die zwischen Streckplatte und Arolium-Basis gelegene Membran in entsprechendem Umfang sklerotisiert worden sei. Eine solche Entwicklung muß - zumindest bei Diptera - als äußerst unwahrscheinlich betrachtet werden, und zwar hauptsächlich aus strukturellen Gründen. Das Plantasklerit ist ein im Innern des Praetarsus quer gele-

genes, diskretes Sklerit, während das Empodium ein unmittelbarer Endfortsatz der Streckplatte ist, der im allgemeinen spitz ausläuft, an der ventralen Oberfläche des Praetarsus liegt und Trichome trägt. Das Empodium hat also ganz andere Form und Struktur als das Plantasklerit.

Da die Praetarsen bei Diptera aufgrund ihrer Funktion allgemein sehr veränderlich sind, sind hier relativ viele Konvergenzen zu erwarten.

Diesen Gedanken brachte auch schon DE MEIJERE (1901: p. 448) zum Ausdruck:

" Die Entwicklungsreihe ... hat jede Familie für sich, jedenfalls zum Theil, durchgemacht, und es haben Angehörige sehr verschiedener Familien das höchst entwickelte Stadium erreicht, so z.B. Chironomus, viele Asilidae, Dolichopus, Syrphidae, Muscidae u.s.w. "

Allerdings sind wohl die Worte "jede Familie" hier übertrieben; es müßte stattdessen besser heißen "manche Gruppe".

So hat sich möglicherweise die Entwicklung des Empodiums in verschiedenen Gruppen der Diptera u n a b h ä n g i g voneinander vollzogen. Eine solche Konvergenz könnte vielleicht sogar bei Asilomorpha und Cyclorrhapha vorliegen, kommt aber in erster Linie für Culicomorpha und Brachycera in Betracht (vgl. 196). Das Empodium der Culicomorpha (s. Abb. 36, 41, 42) ist mit seiner oft ⁺ fiederartigen Erscheinungsform im allgemeinen einem Mediolobus ähnlicher als das typisch setiforme Empodium der meisten heterodactylen Brachycera. So erscheint bei den Culicomorpha eine Homologie von Empodium und Mediolobus viel wahrscheinlicher als bei den Brachycera.

Wegen der geringen Anzahl der bei praetarsalen Haftlappen zur Verfügung stehenden Merkmale ist eine eindeutige Beantwortung der Homologiefrage - bei dem vorliegenden Datenmaterial zumindest - nicht möglich. Dazu wären speziellere Untersuchungen der Praetarsen bei den relevanten Gruppen der Diptera nötig.

Da nun aber eine Homologie von Mediolobus und Empodium nicht nachgewiesen ist, erscheint auf jeden Fall eine Verwendung dieser beiden Begriffe korrekter als der in der Literatur noch allgemein übliche Gebrauch von nur einer Bezeichnung ("Empodium"). Da sich Mediolobus und Empodium in der Regel zumindest im Habitus ⁺ deutlich unterscheiden, ist die begriffliche Trennung auch von praktischer Bedeutung. Die Begriffe "setiformes" und "loboformes" (= pulvilliformes) Empodium" sind damit weitgehend entbehrlich.

7.6.5. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse der phylogenetischen Diskussion (vgl. Abb. 92)

1) Die U r f o r m des Praetarsus der Diptera ist wahrscheinlich ein Praetarsus mit 1 A r o l i u m , wie er innerhalb der Diptera nur bei Tipulomorpha erhalten geblieben ist; denn dieses Arolium ist als homolog zu dem Arolium anderer Insektenordnungen zu betrachten.

2) Der M e d i o l ' o b u s hat sich wahrscheinlich durch distale Ausdehnung der vor der Basis des Aroliums gelegenen membranösen Kutikula entwickelt, die ventral mit

kurzen Trichomen besetzt ist. Das unterseits glatte Arolium dürfte sich eher vor als während dieser Entwicklung rückgebildet haben.

3) Die P u l v i l l e n haben sich wohl aus den paarigen Basungualskleriten entwickelt, indem sich an deren Enden eine ventral Mikrotrichien tragende Membran bildete.

Diese Entwicklung erfolgte wohl gleichzeitig mit oder nach der Evolution des Medilobus. Daß sie sich bereits an einem Praetarsus mit einem Arolium vollzogen hat, kann als weniger wahrscheinlich angesehen werden.

4) Bei der Entwicklung des E m p o d i u m s wird im Gegensatz zu der in der Literatur vertretenen Ansicht eine Umbildung des Medilobus für weit weniger wahrscheinlich gehalten als eine Neubildung aus der Streckplatte nach Reduktion des Medilobus. In jedem Fall kann wohl das Empodium als sekundärer Zustand gegenüber dem Medilobus angesehen werden. Ein Praetarsus mit 2 Pulvillen und einem (setiformen) Empodium ist also erwartungsgemäß als das höchst-entwickelte Stadium zu betrachten.

7.7. Phylogenetische Wertung praetarsaler Teile als

Orimente oder Rudimente (vgl. Tab. 2 und Abb. 92)

Eine solche Wertung bereitet oftmals Schwierigkeiten, weil zwischen rudimentären und orimentären praetarsalen Teilen meist keine strukturellen Unterschiede feststellbar sind. Außerdem unterliegt der Praetarsus in der Evolution vielfach den verschiedensten Veränderungen. So ist im Extremfall sogar innerhalb einer Familie damit zu rechnen, daß der gleiche Teil (z.B. das Empodium) als Oriment und als Rudiment auftreten kann.

7.7.1. Das Arolium

Da ein Praetarsus mit einem Arolium bei Mecopteroidea wohl allgemein als ursprünglicher Zustand betrachtet werden kann (s. 7.6.1.), darf das Arolium in dieser Gruppe überall dort, wo es schwach entwickelt ist oder fehlt, als rudimentär bezeichnet werden (z.B. bei Neomecoptera, Limoniidae).

7.7.2. Der Mediolobus

Hier gilt prinzipiell das Gleiche wie beim Arolium: Da der Mediolobus bei Diptera wohl allgemein als relativ ursprünglich angesehen werden kann (s. 7.6.2.), darf er bei dieser Ordnung überall dort, wo er schwach entwickelt ist oder fehlt, als rudimentär betrachtet werden (z.B. bei Blephariceridae, Ceratopogonidae, Mycetophilidae, Asilomorpha, Cyclorrhapha).

7.7.3. Die Basungualsklerite, Pulvillus-Sklerite und Pulvillen

Die Bezeichnung "Basungualsklerite" soll definitionsgemäß nur für O r i m e n t e von Pulvillen verwendet werden. Daher ist der Gebrauch dieser Bezeichnung wohl bei den Gruppen unproblematisch, in denen nirgends Pulvillen auftreten, bei Mecoptera, Tipulomorpha und Psychodomorpha (s. 6.3.2.).

Darauf weist auch schon DE MEIJERE (1901: p. 464) hin, indem er über die Basungualsklerite bei Diptera Folgendes schreibt:

" Hier sind sie bei vielen Vertretern der niedrigsten Familien, so bei allen Tipuliden, sehr winzig, und es liegen keine Gründe vor, hierbei etwa Rückbildung in Anspruch zu nehmen. "

Klare Verhältnisse bestehen auch bei den Brachycera, da hier Pulvillen in allen größeren Gruppen regelmäßig vorkommen: Treten hier 2 den Basungualskleriten ähnliche kleine Sklerite auf, so können diese stets als rudimentäre Pulvillen, also als P u l v i l l u s - S k l e r i t e betrachtet werden, die als Rudimente " ehemaliger Pulvillen übrig geblieben sind " . 2 Pulvillen können demnach für den Grundplan des Praetarsus der Brachycera angenommen werden.

In dieser Hinsicht erweisen sich nur die Culicomorpha und vor allem die Bibionomorpha als problematisch; denn in diesen Infraordnungen konnten vielfach Praetarsen mit ⁺ schwach entwickelten Pulvillen gefunden werden (s. Tab. 2). Hier ist - zumindest wenn man von den untersuchten Arten ausgeht - generell nicht zu entscheiden, ob Orimente oder Rudimente

vorliegen. Wahrscheinlich gibt es beides. Zur Klärung dieser Frage wären spezielle morphologische Untersuchungen nötig, die aber wegen der geringen Zahl zur Verfügung stehender Merkmale möglicherweise auch nicht zum Erfolg führen würden.

Dennoch kann aus verschiedenen Erwägungen heraus angenommen werden, daß es sich in den meisten Fällen eher um *R u - d i m e n t e* als um *Orimente* von Pulvillen handelt.

Wahrscheinlicher als bei den *Bibionomorpha* erscheint die Existenz von 2 Pulvillen im Grundplan des Praetarsus bei den *Culicomorpha*; denn hier sind schwach entwickelte Pulvillen seltener und kommen außerdem bei sehr kleinen, oft [†] spezialisierten Formen (z.B. *Simuliidae*) vor.

Auch bei den *Bibionomorpha* besitzen - unabhängig von der systematischen Stellung - im wesentlichen die kleinen Arten schwach entwickelte Pulvillen, während bei den größeren Arten (z.B. *Bibionidae*) alle 3 Haftlappen wohlentwickelt sind. Diese Beobachtung spricht wohl dafür, daß in jenen Fällen Reduktion vorliegt. Nur bei der wohl allgemein recht ursprünglichen Familie der *Anisopodidae* sind die sehr kleinen Pulvillen vermutlich als *Orimente* zu interpretieren (s. Abb. 45).

Innerhalb der *Diptera* sind wohl alle Pulvillen als zueinander *h o m o l o g* zu betrachten, d.h. es gibt hier wohl keine Gruppen, in denen sie unabhängig voneinander entwickelt worden wären. Das folgt schon aus ihrer postulierten Entstehung aus den Basungualskleriten, kann aber auch aus ihrer spezifischen Struktur geschlossen werden: Ihre Unterseite ist stets mit Hafttrichomen besetzt, die im allgemeinen eine [†] deutliche Endverbreiterung aufweisen, und es erscheint rela-

tiv unwahrscheinlich, daß solche Hafttrichome in der Evolution mehrfach unabhängig voneinander entwickelt worden sind.

Folgende Aussagen von HENNIG (1973: p. 199) über die Pulvillen können bestätigt werden:

" Im Grundplan der Dipteren scheinen sie noch ebenso zu fehlen wie bei den Mecoptera. Zwei kleine Sklerite ("Basi-pulvillae") sind zwar an der Basis der Krallen auch bei den Tipulomorpha vorhanden. Sie sind wahrscheinlich den "Auxiliae" der Mecoptera homolog und dürfen nicht als Pulvillen bezeichnet werden, wie das manchmal geschehen ist. Von den Tipulomorpha und Psychodomorpha (einschließlich Blephariceridae) sind mir keine echten Pulvillen bekannt. Sie treten anscheinend nur bei den Culicomorpha, Bibionomorpha und Brachycera auf. Im Hinblick auf die Frage, ob ihr Auftreten als synapomorphes Merkmal dieser 3 Gruppen gedeutet werden kann, wäre es wichtig zu untersuchen, ob dort, wo sie bei diesen 3 Gruppen fehlen, immer Reduktion angenommen werden kann. "

Diese letzte Frage kann leider auch in der vorliegenden Arbeit nicht mit Sicherheit beantwortet werden (s.o.). Darüber muß unter Umständen von Fall zu Fall entschieden werden.

Dennoch kann das Auftreten der Pulvillen wohl als synapomorphes Merkmal der Culicomorpha und Bibionomorpha gedeutet werden. Denn für den Grundplan des Praetarsus der Diptera können wohl nur die Vorstufen der Pulvillen, die Basungualsklerite, postuliert werden (s. 7.6.1.), so daß die Pulvillen selber für die Diptera als Neuerwerbung angesehen werden müssen. Das gilt sehr wahrscheinlich auch für die Ahnenformen der Culicomorpha und Bibionomorpha, während für die Ahnenformen der Brachycera wohl 2 normal entwickelte Pulvillen anzunehmen sind (s. p. 367).

7.7.4. Das Empodium

Das Empodium der *Culicomorpha* (vgl. p. 363) das meist fiederartig gestaltet ist und möglicherweise gar nicht mit dem Empodium der Brachycera homologisiert werden darf, ist sehr veränderlich (s. Tab. 2). Daher ist es hier im allgemeinen schwer zu entscheiden, ob bei schwach entwickelten Empodien Rudimente oder Orimente vorliegen, zumal nur wenige Arten untersucht wurden (s. Abb. 36-44). Dennoch läßt sich sagen, daß Reduktion in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle wahrscheinlicher sein dürfte; denn bei den meisten Familien der Culicomorpha ist ein Empodium vorhanden, so daß man vermutlich davon ausgehen kann, daß es auch im Grundplan des Praetarsus der Culicomorpha ausgebildet ist.

Das Empodium der heterodactylen *Brachycera* ist im allgemeinen $\pm$ setiform gestaltet.

Bei sehr schwach entwickelten Pulvillen konnte niemals ein gut entwickeltes Empodium gefunden werden, was wahrscheinlich mit dessen Funktion zusammenhängt (s. 4.7.3.1.). Umgekehrt gibt es jedoch Fälle von sehr schwach entwickeltem Empodium bei normal entwickelten Pulvillen (s. Abb. 62, 63, M119, 74, M124). Solche Fälle finden sich vornehmlich in den Basisgruppen sowohl der Asilomorpha als auch der Cyclorrhapha (s. Tab. 2; 7.5.2.2.). Da diese Gruppen auch in anderer Hinsicht plesiomorph geblieben sind, erscheint es sehr wahrscheinlich, daß das kurze Empodium hier als *Oriment* zu deuten ist.

Bei den Arten allerdings, bei denen Pulvillen und Empodium ganz schwach entwickelt sind (z.B. bei Bombyliidae, s. Abb. 60) ist wohl meist eine Reduktion des Empodiums anzunehmen, die mit der Reduktion der Pulvillen einherging.

7.8. Plesiomorphe und apomorphe Merkmalsausprägungen beim
Praetarsus der Diptera

7.8.1. Tab. 6 : Übersicht über synapomorphe Merkmalsaus-
prägungen beim Praetarsus (vgl. Abb. 92)

Oben (-) plesiomorphe, unten (+) apomorphe Merkmalsausprägung.
 Ein in Klammern gesetztes + oder - bedeutet, daß das betreffende Merkmal bei der jeweiligen Infraordnung nur teilweise entsprechend ausgeprägt ist.

Merkmal	Infraordnungen der Diptera						
	Tipulomorpha	Psychodomorpha	Culicomorpha	Bibionomorpha	Homoeodactyla	Asilomorpha	Cyclorhapha
<u>Arolium</u>							
- vorhanden	-						
- nicht vorhanden		+	+	+	+	+	+
<u>Mediolobus</u>							
- vorhanden		-	(-)	-	-		
- nicht vorhanden (stattdessen ein Empodium)			+			+	+
<u>Pulvillen</u>							
- nicht vorhanden (nur BS)	-	-	(-)	(-)			
- vorhanden			+	+	+	+	+
<u>Empodium</u>							
- nicht vorhanden	-	-	(-)	-	-		
- vorhanden			+			+	+
<u>Streckplatte</u>							
- ohne basale Einbuchtung	-	-		-			
- mit basaler Einbuchtung			+	+	+	+	+
- homogen "beschuppt"	-	-		-	-	-	
- heterogen "beschuppt"			(+)			+	+
<u>Strukturierung der Pulvillus-Oberseite</u>							
- homogen			-	-	-		
- heterogen						+	+

7.8.2. Erläuterungen zu Tab. 6

Diese Tabelle zeigt in der 1. Spalte eine Zusammenstellung wichtiger Merkmale des Praetarsus. Deren Wertung als plesiomorph (-) oder apomorph (+) erscheint im allgemeinen ziemlich gesichert.

Die Eintragung in den 7 Spalten der Infraordnungen der Diptera richtet sich im wesentlichen nach den bei den untersuchten Arten festgestellten Merkmalsausprägungen. Diese können jedoch wohl auch für die jeweilige Infraordnung als primär gültig angenommen werden.

Bei Tab. 6 fällt zunächst auf, daß die Culicomorpha nicht gut ins Schema passen: Sie besitzen beim Praetarsus relativ viele apomorphe Merkmalsausprägungen. Dabei handelt es sich jedoch teilweise vielleicht um Konvergenzen, was insbesondere beim Empodium denkbar ist (s. 7.7.4. und p. 196). Daher ist noch nicht unbedingt eine nähere Verwandtschaft der Culicomorpha mit den Asilomorpha und Cyclorhapha zu postulieren. Eliminiert man aus Tab. 6 die Culicomorpha, so ergibt sich ein Bild der Verteilung von plesio- und apomorphen Merkmalsausprägungen, das in etwa den Erwartungen entspricht.

Im Gegensatz zu den Homoeodactyla, die relativ viele plesiomorphe praetarsale Merkmale bewahrt haben, sind beim Praetarsus der Asilomorpha und Cyclorhapha in Tab. 6 nur apomorphe Merkmalsausprägungen zu verzeichnen. Das spricht für

die Vermutung von HENNIG (1973: p. 36), daß die heterodactylen Brachycera die Schwestergruppe der Homoeodactyla sind, wenn letztere als monophyletisch betrachtet werden können.

Aus den wenigen Merkmalen von Tab. 6, die ja nur den Praetarsus betreffen, lassen sich naturgemäß keine gesicherten phylogenetischen Aussagen ableiten. Aber es können bereits bestehende oder vermutete Verwandtschaftsbeziehungen in etwa bestätigt werden. So können z.B. die Tipulomorpha auch aufgrund ihres Praetarsus als plesiomorphe Gruppe den synapomorphen übrigen Diptera gegenübergestellt werden.

8. Zusammenfassung

Die Praetarsen von *Panorpa communis* L. (Mecoptera) und von 65 Diptera-Arten (s. Tab. 1) aus 43 Familien wurden lichtmikroskopisch und vor allem raster-elektronenmikroskopisch untersucht, in Form fotografischer Aufnahmen dokumentiert (s. Abb. 27-91) und eingehend beschrieben. Von den Praetarsen ist in der Regel jeweils die Ventral- und Dorsalansicht abgebildet, seltener zusätzlich die Lateralansicht, Detailausschnitte, isolierte Teile oder dgl..

Zur Ergänzung sind insgesamt 55 kleine Strichzeichnungen aus der Literatur (hauptsächlich von DE MEIJERE 1901) hinzugefügt (fotokopiert).

So wird ein morphologischer Vergleich bei den untersuchten Arten ermöglicht. Dazu können nicht nur die im Lichtmikroskop gut erkennbaren Formen (Abgrenzungen) praetarsaler Teile (Sklerite) dienen, sondern vor allem auch die durch REM-Fotos exakt erfaßbaren Oberflächenstrukturen der Praetarsen.

Bau und Funktionsweise der verschiedenen praetarsalen (und tarsalen) Teile der Diptera wurden ausführlich beschrieben und anhand von licht- und rasterelektronenmikroskopischen Fotos entsprechend präparierter Praetarsen erläutert (s. Abb. 1-26). Hierbei sind Angaben aus der meist

alten Fachliteratur (um 1900) sowie Beobachtungen an Praetarsen lebender (und toter) Diptera mit berücksichtigt worden.

Als Resultat der morphologischen Untersuchungen ließen sich bei den Diptera 4 verschiedene Praetarsus-Typen feststellen (s. Abb. 92), die sich hauptsächlich in der Anzahl und Art der Haftlappen unterscheiden:

1 Arolium; 1 Mediolobus; 3 Haftlappen; 2 Pulvillen .

Die Zuordnung dieser 4 Grundtypen zu den 7 Infraordnungen der Diptera wird durch eine "vergleichende Tabelle der Haftlappen" (Tab. 2) ermöglicht, die eine Übersicht bietet über das Diptera-System (nach HENNIG 1973) und über die jeweiligen Haftlappen-Konfigurationen (fast) aller Familien der Mecoptera und Diptera.

Durch vergleichende Analyse der wichtigsten praetarsalen Teile (s. Tab. 3-6) wurden Unterschiede und Gemeinsamkeiten bei den untersuchten Diptera-Arten herausgestellt und unter besonderer Berücksichtigung phylogenetischer Aspekte diskutiert. Dabei konnte die Evolution des Praetarsus der Insekten und insbesondere der Haftlappen der Diptera in etwa rekonstruiert werden.

Die wichtigsten Ergebnisse der morphologischen und funktionellen Untersuchung des Praetarsus der Diptera lassen sich etwa folgendermaßen zusammenfassen:

Der Praetarsus ist das Endglied der Arthropoden-Extremität. Er kann entsprechend dem Körpergewicht und der Lebensweise der jeweiligen Arten ganz unterschiedlich ausgebildet sein.

Bei Diptera besteht er normalerweise aus folgenden kutikularen Teilen:

- 2 Krallen (zum Festhaken auf rauher Unterlage)
- 1 Streckplatte , ggf. mit Endfortsatz: Empodium
- 1, 2 oder 3 Haftlappen (zur Haftung auf glatter geneigter Unterlage)
- ggf. 2 Basungualsklerite 1) bzw.
2 Pulvillus-Sklerite 1)
- verbindende Membranen .

1) neue Bezeichnung

Krallen und Streckplatte stellen bei Diptera - wie bei Insekten allgemein - die konstantesten Teile des Praetarsus dar: Sie sind (fast) stets vorhanden und variieren im allgemeinen nur wenig.

Die Streckplatte (= Unguitractorplatte) ist eine ⁺ breite und stabile Skleritplatte, die dorsal glatt ist und ventral in der Regel eine typische schuppenartige Oberflächenstruktur aufweist. Sie bildet den basalen, ventralen Teil des Praetarsus und ist lateral und dorsal von membranöser Kutikula umgeben, die distal zu den Krallen und Haftlappen führt.

Die paarigen Krallen sind ⁺ stark sklerotisierte, hakenartig gebogene, hohle Kutikula-Bildungen des Praetarsus. Sie inserieren median eng nebeneinander am Krallenhöcker (= Unguifer), einem sklerotisierten Endfortsatz der dorsalen Innenwand des Tarsenendgliedes, der mit dieser Wand über 2 nach proximal divergierende Skleritleisten verbunden ist. Er dient als stabiler, feststehender Drehpunkt für die bewegliche Einlenkung der Krallen.

Die Haftlappen hingegen sind entsprechend ihrer Funktion weitgehend membranös und tragen zur Stabilisierung nur einzelne Sklerotisierungselemente, wie etwa die basalen Pulvillus-Sklerite oder dorsale Versteifungsleisten und -rippen.

Bei Diptera sind die Haftlappen oft sehr unterschiedlich ausgebildet. Vor allem unterliegen sie auch mitunter ⁺ starken Reduktionen.

So können die 2 seitlichen Haftlappen (= Pulvillen) im Extremfall nur in Form kleiner, mit Trichomen besetzter Sklerite entwickelt sein. Diese werden hier als Basungualsklerite bzw. Pulvillus-Sklerite bezeichnet, je nach dem, ob sie als Orimente oder Rudimente von Pulvillen zu interpretieren sind. Die auch in der Literatur akzeptierte Homologie dieser beiden Sklerite darf als weitgehend gesichert betrachtet werden.

2 wohlentwickelte Pulvillen kommen bei folgenden Infrarordnungen der Diptera vor: Bibionomorpha, Homoeodactyla, Culicomorpha, Asilomorpha, Cyclorrhapha.

Bei den letzten 3 Gruppen ist zwischen den Pulvillen in der Regel ein ⁺ langes Empodium entwickelt. Das ist ein direkter medianer Endfortsatz der Streckplatte, der meist ⁺ setiform gestaltet und (ventral) mit Trichomen besetzt ist. Die funktionelle Bedeutung des Empodiums konnte aufgrund seiner Form, seiner strukturellen und elastischen Eigenschaften und seiner Stellung am verschieden stark eingezogenen Praetarsus etwa folgendermaßen interpretiert werden: Es dient wahrscheinlich hauptsächlich zur Auflage auf der Unterlage in Ruhestellung des Praetarsus, wobei die Pulvillen von der Unterlage abgehoben und damit geschont bleiben. Die gleiche Funktion kann wohl den Basungualskleriten und Pulvillus-Skleriten sowie bestimmten Borsten und Trichomen zugeschrieben werden.

Die Basis des Empodiums bildet die apicale Verlängerung der Streckplatte und trägt wie diese beiderseits die zu den Krallenbasen führenden verbindenden Membranen. So hat die Ausbildung eines Empodiums auch den Vorteil, daß die Krallen weiter distal inserieren können.

Ein Praetarsus mit 2 Pulvillen und Empodium ist als das höchst-entwickelte Stadium zu betrachten und scheint sich in der Evolution am besten bewährt zu haben.

Bei verschiedenen Diptera-Gruppen kommt ein mittlerer Haftlappen vor. Es gibt davon 2 wohl nicht zueinander homologe Typen, die sich in der Strukturierung ihrer Unterseite unterscheiden:

- 1) Das Arolium besitzt ventral eine glatte Polsterkutikula. Als ursprünglicher Haftlappentyp kommt es bei sehr vielen Insektenordnungen vor (z.B. Mecoptera, Hymenoptera, Lepidoptera). Innerhalb der Diptera ist es jedoch nur bei den Tipulomorpha erhalten.
So kann ein Praetarsus mit Arolium als primärer Grundtypus des Praetarsus der Diptera gelten.
- 2) Der Mediolobus 1) ist ventral - wie die Pulvillen - ⁺ dicht mit (meist geknöpften) Hafttrichomen besetzt. Er tritt innerhalb der Insekten offenbar nur bei den Diptera auf, und zwar bei den Psychodomorpha, wenigen Culicomorpha, den Bibionomorpha und den Homoeodactyla (exclusive Bombyliidae) .

Im Gegensatz zu der in der Literatur allgemein vertretenen Ansicht kann der Mediolobus wohl nicht als homolog zum Empodium angesehen werden. Er bildete sich nämlich im Laufe der Evolution sehr wahrscheinlich - wie auch die Pulvillen - aus ventral mit Trichomen besetzter praetarsaler Membran. Das Empodium hingegen dürfte einfach durch distale Verlängerung der Streckplatte entstanden sein, nachdem der Platz zwischen den Pulvillen durch Reduktion des primär vorhandenen mittleren Haftlappens frei geworden war.

Die praetarsalen Teile sind untereinander über membranöse Kutikula (Membran) zu einem sinnvoll konstruierten und funktionierenden Ganzen, dem Praetarsus, [†] beweglich verbunden.

Dieser kann, nachdem der englumige Tarsus keine Muskeln enthält, nur durch Muskulatur im Femur und in der Tibia bewegt werden. Zur Verbindung dieser Praetarsus-Beugermuskeln mit dem Praetarsus dient die sehr lange kutikuläre Krallensehne, die median an der Basis der Streckplatte endet.

Da nur *e i n e* solche Sehne vorhanden ist, werden beim Sehnenzug stets alle beweglichen Teile des Praetarsus bewegt, wobei sich paarige Anhänge (wie Pulvillen und Krallen) auf der linken und rechten Seite in gleicher Weise (synchron) bewegen.

Bei Kontraktion der Praetarsus-Beugermuskeln wird die Krallensehne und damit die Streckplatte nach proximal gezogen.

Dabei werden die Haftlappen nach *u n t e n* gebeugt, so daß sie an die Unterlage angelegt werden können; denn

die zur Streckplatte führenden verbindenden Membranen in-
serieren ventral an der Haftlappen-Basis.

Die Krallen dagegen werden hauptsächlich zur S e i t e
bewegt (bzw. aufrecht gestellt), so daß ihre gekrümmten
Spitzen zur Unterlage gerichtet sind und einhaken können.
Das wird dadurch erreicht, daß die Krallenbasen an ihrer
Außenseite mit der membranösen Kutikula verbunden sind.

9. Verzeichnis der Abkürzungen im Text

Abkürzungen auf den Abbildungen s. 3.2.

- * etwas unsicher
- ** unsicher

Steht ein solcher Stern hinter einem Gattungsnamen, so gilt die Determination zur Gattung als etwas unsicher; steht er nur hinter einem Artnamen, dann konnte nur die Art nicht ganz sicher determiniert werden (vgl. Tab. 1) .

Ferner wurden solche Sterne aus praktischen Gründen bisweilen dann gesetzt, wenn eine Aussage oder die Anwendung eines Begriffs irgendwie fraglich bzw. nicht gesichert ist. So bedeutet z.B. "Rudiment*" , daß es sich hier (sehr) wahrscheinlich um ein Rudiment handelt.

⁺ mehr oder weniger

♂ Männchen

♀ Weibchen

Abb. Abbildung

bzw. beziehungsweise

d.h. das heißt

etc. et cetera

ff. folgende, z.B. p. 10 ff. = page 10 und folgende
Seiten

ggf. gegebenenfalls

Kap. Kapitel

LM Lichtmikroskop

p. Seite (= page)

p1, p2, p3 pes 1, 2, 3 , also Vorder-, Mittel- bzw.
Hintertarsus (s. 3.1.)

REM Rasterelektronenmikroskop

s. siehe

s.o. siehe oben

s.u. siehe unten

spec. species (Artname); bei Arten, die nur bis zur
Gattung bestimmt werden konnten

Tab. Tabelle

u. dgl. und dergleichen

vgl. vergleiche

z.B. zum Beispiel

z.T. zum Teil

10. Literaturverzeichnis

Zur D e t e r m i n a t i o n verwendete Literatur
ist mit D gekennzeichnet.

BAUCHHENß, E. (1979) :

Die Pulvillen von *Calliphora erythrocephala* Meig. als
Adhäsionsorgane.

Diss. München: 1-88 .

BROHMER, P. (1979) :

Fauna von Deutschland. p. 326-368 .

Quelle & Meyer, Heidelberg.

D

CRAMPTON, G. C. (1923) :

Preliminary note on the terminology applied to the
parts of an insect's leg.

Canad. Ent. Orillia 55: 126-132 .

CRAMPTON, G. C. (1942) :

The external morphology of Diptera.

In: Guide to the insects of Connecticut.

Bull. Connecticut State Geol. Nat. Hist. Survey 6 (1):
65-67, Fig. 8 .

DAHL, F. (1884) :

Beiträge zur Kenntniss des Baues und der Funktionen
der Insektenbeine.

Arch. f. Nat. 50: 146-193, pls. 11-13 .

DAHL, F. (1885) :

Die Fußdrüsen der Insekten.

Arch. mikr. Anat. 25: 236-263, pls. 12-13 .

DEWITZ, H. (1884) :

3. Über die Fortbewegung der Thiere an senkrechten
glatten Flächen vermittels eines Secretes.

Zool. Anz. 7: 400-405 .

ENDERLEIN, G. (1936) :

22. Ordnung Zweiflügler, Diptera.

In: BROHMER, P. et al. (Ed.): Die Tierwelt Mittel-
europas 6 (3): 1-259 .

Quelle & Meyer, Leipzig.

D

GRÜNBERG, K. (1910) :

Diptera, Zweiflügler.

In: BRAUER, A.: Die Süßwasserfauna Deutschlands 2 (A):
1-312.

Fischer, Jena.

HASENFUSS, I. : Mündl. Mitt. (1978-1983).

HASENFUSS, I. (1963) :

Eine vergleichend-morphologische Analyse der regulären
Borstenmuster der Lepidopterenlarven.

Z. Morph. Tiere 52: 197-364 .

HASENFUSS, I. (1977) :

Die Herkunft der Adhäsionsflüssigkeit bei Insekten.

Zoomorph. 87: 51-64 .

HASENFUSS, I. (1978) :

Über das Haften von Insekten an glatten Flächen -
Herkunft der Adhäsionsflüssigkeit.

Zool. Jahrb. Anat. 99: 115-116 .

HAYES, W. P. & KEARNS, C. W. (1934) :

The pretarsus (articularis) in Coleoptera.

Ann. Ent. Soc. Amer., Columbus 27: 21-33 .

HENNIG, W. (1973) :

Diptera (Zweiflügler).

In: HELMCKE, J. G. et al. (Ed.): Handb. Zool. 4
(2, 2/31): 1-337 .

De Gruyter, Berlin.

HENNING, B. (1974) :

Morphologie und Histologie der Tarsen von Tettigonia
viridissima L. (Orthoptera, Ensifera).

Z. Morph. Tiere 79: 323-342 .

HOLWAY, T. R. (1935) :

Preliminary note on the structure of the pretarsus
and its possible phylogenetic significance.

Psyche 42: 1-23 . Boston .

JACOBS, W. & RENNER, M. (1974) :

Taschenlexikon zur Biologie der Insekten. p. 1-635 .
Fischer, Stuttgart.

KALTENBACH, A. (1978) :

Mecoptera (Schnabelhafte, Schnabelfliegen).

In: HELMCKE, J. G. et al. (Ed.): Handb. Zool. 4
(2, 2/28): 1-111 .

De Gruyter, Berlin.

KARPELES, W. (1982) :

Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an
Praetarsen diverser Heteroptera (Insecta).

Zulassungsarb. Univ. Erlangen: 1-115 .

KÉLER, S. von (1955) :

Entomologisches Wörterbuch. p. 1-679 .

Akademie, Berlin.

KESTLER, E. (1982) :

Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an Prae-
tarsen von Weichwanzen (Miridae, Heteroptera, Insecta).

Zulassungsarb. Univ. Erlangen: 1-111 .

KIEFFER, J. J. (1900) :

Über die Krallen und die Haftläppchen der Dipteren.

Illustr. Zeitschr. Ent. 5 (22): 337-340, Figs. 1-10 .

LINDNER, E. (Ed.) (1923-1979) :

Die Fliegen der paläarktischen Region.

(In vielen Teilen, manche noch im Erscheinen)

Schweizerbart, Stuttgart.

D

MacGILLIVRAY, A. D. (1923) :

External Insect-Anatomy.

Urbana Ill. Scarab. Co. 8 .

MEIJERE, J. C. H. DE (1901) :

Über das letzte Glied der Beine bei den Arthropoden.

Zool. Jahrb. Anat. 14: 417-476, pls. 30-37 .

MOHRIG, W. (1969) :

Die Culiciden Deutschlands.

Parasitolog. Schriftenreihe 18: 1-260 .

Fischer, Jena.

D

NACHTIGALL, W. (1974) :

Biological mechanisms of Attachment. p. 150-163,

pls. 58-62. Springer, Berlin.

OCKLER, A. (1890) :

Das Krallenglied am Insektenfuss.

Arch. f. Nat. 56: 221-262, pls. 12-13 .

PEUS, F. (1952) :

17. Cylindrotomidae.

In: LINDNER, E. (Ed.): Die Fliegen der paläarktischen Region. p. 1-80 .

Schweizerbart, Stuttgart.

PFAU, U. (1979) :

Vergleichend morphologische Untersuchungen der tarsalen Hafteinrichtungen bei Hautflüglern (Hymenoptera).

Zulassungsarb. Univ. Erlangen: 1-78 .

REMANE, A. (1956) :

Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. p. 1-364 .

Geest & Portig, Leipzig.

REMMERT, H. (1960) :

Lebensformtypen von Strandfliegen (Diptera).

Zool. Anz. 165: 432-438 .

ROMEIS, B. (1948) :

Mikroskopische Technik. p. 1-695 .

Oldenburg, München.

SEIFERT, G. (1975) :

Entomologisches Praktikum. p. 1-430 .

Thieme, Stuttgart.

SIMMERMACHER, G. (1884) :

Untersuchungen über Haftapparate an Tarsengliedern
von Insekten.

Z. wiss. Zool. 40: 481-556, pls. 25-27 .

SNODGRASS, R. E. (1935) :

Principles of insect morphology. p. 198-200 .

MacGraw-Hill, New York.

SNODGRASS, R. E. (1952) :

A textbook of Arthropod anatomy. p. 311-314 .

Comstock, New York.

STACKELBERG, A. (1930-1979) :

29. Dolichopodidae.

In: LINDNER, E. (Ed.): Die Fliegen der paläarktischen
Region. p. 1-530 .

Schweizerbart, Stuttgart.

D

SZILADY, Z. (1932) :

Dornfliegen oder Notacantha. 29. Familie Schnepfen-
fliegen, Rhagionidae (Leptidae).

In: DAHL, F. (Ed.): Die Tierwelt Deutschlands 26 :
1-54 .

Fischer, Jena.

D

THEODOR, O. & OLDROYD, H. (1965) :

65. Hippoboscidae.

In: LINDNER, E. (Ed.): Die Fliegen der paläarktischen
Region 7: 1-70 .

Schweizerbart, Stuttgart.

D

TUFFEN-WEST (1862) :

The foot of the fly; its structure and action: elucidated by comparison with the feet of other insects.

Transact. Linn. Soc. London 23: 393-421 .

WEBER, H. (1933) :

Lehrbuch der Entomologie. p. 125-135.

Fischer, Jena.

WEBER, H. & WEIDNER, H. (1974) :

Grundriß der Insektenkunde. p. 1-640 .

Fischer, Stuttgart.

ZIEGMANN, B. (1983) :

Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an
Praetarsen von Lepidoptera (Insecta).

Zulassungsarb. Univ. Erlangen: 1-105 .

D a n k

Dem Ordinarius des I. Zoologischen Instituts der Universität Erlangen, Herrn Prof. Dr. R. SIEWING, danke ich für die gewährte Unterstützung, vor allem für die Möglichkeit der Mitarbeit im Zoologischen Institut.

Besonderer Dank gebührt Herrn Prof. Dr. I. HASENFUSS (Erlangen) für sein reges Interesse am Fortgang der Arbeit, für die stete Bereitschaft zur Besprechung von Problemstellungen und aufgetretenen Fragen, für wertvolle Anregungen und Hinweise sowie für kritische Durchsicht des Manuskripts.

Sehr dankbar bin ich ferner den Technischen Assistent(inn)en des I. Zoologischen Instituts in Erlangen für wichtige technische Assistenz, insbesondere für fotografische Arbeiten.

L e b e n s l a u f

- 3.4.1951 geboren in Nürnberg.
 Eltern: Dr. Dr. Erich Röder, Landgerichtsdirektor i.R.
 Maria Röder, geb. Dinkelmeyer .
- 1957 - 1961 Besuch der Volksschule in Hersbruck.
- 1961 - 1970 Besuch des (neusprachlichen) Gymnasiums in Hersbruck. Dort Abitur am 20.6.1970.
- 1970 - 1978 Studium von Biologie und Chemie an der Universität Erlangen.
- Aug. 1975 - März 1977 Examensarbeit mit dem Thema:
 " Die Schwebfliegen (Syrphidae) der Umgebung von Hersbruck " .
- Herbst 1977 Staatsexamen für Lehramt an Gymnasien in Biologie und Chemie.
- Febr. 1978 Diplomprüfung in Biologie.
- 1.11.1978 - 31.10.1980 Wiss. Volontär am Staatl. Museum für Naturkunde in Stuttgart (Abt. Stammesgeschichte) .
- Mai 1978 - März 1984 Dissertation bei Prof. HASENFUSS (Erlangen)
- 1.11.1980 - 29.2.1984 Wiss. Angestellter und Wiss. Hilfskraft am Institut für Zoologie I der Universität Erlangen.

Erlangen, im März 1984 .

Adresse des Autors:

Gerd Röder
 Eichelgasse 8
 D-8562 Hersbruck

Druck: Copy Center 2000
Obere Karlstraße 30
8520 Erlangen